

**DYNAMISME DE L'ÉQUILIBRE DES THÉCAMOEBIENS  
DANS QUELQUES SOLS CLIMACIQUES**

par

Marie-Madeleine COUTEAUX

Muséum d'Histoire naturelle, Laboratoire d'Écologie générale, 91800 Brunoy  
et Station de Recherches Cytopathologiques, INRA/CNRS, Montpellier/Saint-Christol.

SOMMAIRE

	Pages
AVANT-PROPOS .....	5
INTRODUCTION .....	7
<i>PREMIÈRE PARTIE — LE BIOTOPE</i> .....	9
I. — <i>Végétation et caractéristiques pédologiques des stations</i> .....	11
Chênaie à luzule .....	11
Pessière .....	12
Chênaie à molinie .....	12
II. — <i>Le climat</i> .....	13
Forêt de Meerdeal .....	13
Données climatiques régionales .....	13
Données microclimatiques .....	14
Forêt de Sénart .....	21
Données climatiques régionales .....	21
Données microclimatiques .....	21
<i>DEUXIÈME PARTIE. — ÉTHOLOGIE ET BIOLOGIE DES THÉCAMOEBIENS</i> .....	31
I. — <i>Position systématique</i> .....	33
Sous-classe des <i>Lobosia</i> .....	33
Sous-classe des <i>Filosia</i> .....	35
Sous-classe des <i>Granuloreticulosia</i> .....	36
II. — <i>Morphologie de la thèque</i> .....	36
La taille .....	37
Adaptations morphologiques à la vie édaphique .....	37



Bibliothèque Centrale Muséum



3 3001 00132085 1

Source : MNHN, Paris

III. — <i>Biologie des Thécamoebiens</i> .....	41
Le cytoplasme .....	41
Les pseudopodes .....	41
La reproduction et l'enkystement.....	42
L'enkystement de résistance.....	43
Durée de vie .....	43
La nutrition.....	43
 TROISIÈME PARTIE. — DYNAMIQUE ET BIOCÉNOTIQUE.....	 45
I. — <i>Techniques et méthodes</i> .....	47
Fréquence de l'échantillonnage.....	47
Surface de l'aire d'échantillonnage.....	47
Nombre d'échantillons.....	48
Techniques d'extraction .....	48
Unités d'analyse.....	49
Expression de la densité.....	50
II. — <i>Synécologie descriptive</i> .....	51
Abondance des espèces.....	54
Densité relative, constance, dominance.....	54
Structure des peuplements.....	59
Diversité des peuplements.....	60
III. — <i>Dynamique des peuplements</i> .....	61
Description de la variation hebdomadaire des densités.....	61
Chênaie à luzule.....	64
Pessière .....	68
Chênaie à molinie.....	71
Relations internes entre divers aspects des peuplements.....	76
IV. — <i>Dynamique de quelques populations</i> .....	80
<i>Centropyxis aerophila</i> var. <i>sphagnicola</i> .....	80
<i>Centropyxis orbicularis</i> .....	82
<i>Centropyxis sylvatica</i> .....	83
<i>Centropyxis sylvatica</i> var. <i>minor</i> .....	85
<i>Plagiopyxis callida</i> .....	85
<i>Plagiopyxis declivis</i> .....	85
<i>Trigonopyxis arcua</i> .....	88
<i>Hyalesphenia subflava</i> .....	92
<i>Schoenbornia visciicola</i> .....	94
<i>Phryganella acropodia</i> .....	94
<i>Phryganella acropodia</i> var. <i>penardi</i> .....	102
<i>Phryganella paradoxa</i> .....	102
<i>Corythion delamarei</i> .....	106
<i>Euglypha cuspidata</i> .....	107
<i>Euglypha laevis</i> .....	107
<i>Euglypha laevis</i> var. <i>minor</i> .....	108
<i>Euglypha rotunda</i> .....	109
<i>Tracheleuglypha acolla</i> .....	112
<i>Trinema complanatum</i> .....	113
<i>Trinema lineare</i> .....	117
<i>Pseudodifflugia gracilis</i> var. <i>terricola</i> .....	118
<i>Pseudodifflugia moderi</i> .....	118
<i>Pseudodifflugia senartensis</i> .....	119
<i>Euglyphidion enigmaticum</i> .....	121

V. — <i>Relations avec les facteurs écologiques externes</i> .....	125
Le peuplement .....	125
Les populations .....	128
VI. — <i>Synécologie dynamique</i> .....	138
Analyse factorielle de la dynamique de l'ensemble du peuplement.....	139
Analyses factorielles des affinités entre espèces.....	145
Chênaie à luzule.....	145
Pessière .....	148
Chênaie à molinie.....	150
VII. — <i>Biocénose</i> .....	157
Le peuplement .....	157
Les populations .....	158
CONCLUSIONS GÉNÉRALES .....	163
RÉSUMÉ .....	167
BIBLIOGRAPHIE.....	171

## ABRÉVIATIONS

<i>Assulina muscorum</i>	A. musc.
<i>Centropyxis aerophila</i>	C. a.
<i>Centropyxis aerophila</i> var. <i>sphagnicola</i>	C. a. sph.
<i>Centropyxis orbicularis</i>	C. orb.
<i>Centropyxis sylvatica</i>	C. s.
<i>Centropyxis sylvatica</i> var. <i>minor</i>	C. s. m.
<i>Corythion delamarei</i>	C. del.
<i>Corythion dubium</i>	C. d.
<i>Diffugiella oviformis</i>	D. o.
<i>Diplochlams fragilis</i>	D. frag.
<i>Diplochlams timida</i>	D. tim.
<i>Euglypha ciliata</i>	E. cil.
<i>Euglypha cuspidata</i>	E. cusp.
<i>Euglypha denticulata</i>	E. dent.
<i>Euglypha laevis</i>	E. lae.
<i>Euglypha laevis</i> var. <i>minor</i>	E. l. m.
<i>Euglypha rotunda</i>	E. rot.
<i>Euglyphidion enigmaticum</i>	Eugl.
<i>Heleopora petricola</i> var. <i>humicola</i>	H. p. h.
<i>Hyalosphenia subflava</i>	H. sub.
<i>Nebela collaris</i>	N. col.
<i>Phryganella acropodia</i>	P. a.
<i>Phryganella acropodia</i> var. <i>penardi</i>	P. a. p.
<i>Phryganella paradoxa</i>	P. par.
<i>Plagiopyxis callida</i>	P. c.
<i>Plagiopyxis declivis</i>	P. d.
<i>Plagiopyxis intermedia</i>	P. i.
<i>Plagiopyxis penardi</i>	P. p.
<i>Pseudodiffugia gracilis</i> var. <i>terricola</i>	Ps. g. t.
<i>Pseudodiffugia moderi</i>	Ps. mod.
<i>Pseudodiffugia senartensis</i>	Ps. sen.
<i>Schoenbornia visicola</i>	Sch. v.
<i>Tracheleuglypha acolla</i>	Trac.
<i>Trigonopyxis arcua</i>	Trig.
<i>Trinema conplanatum</i>	T. c.
<i>Trinema lineare</i>	T. l.

## AVANT-PROPOS

Bien avant qu'elle ne fut nommée comme telle par Haeckel (1866), l'Écologie a toujours été le guide de la connaissance pour le naturaliste qui ne manquait pas d'indiquer les caractéristiques des biotopes où il découvrait des espèces nouvelles. Cette science qui, il y a peu de temps, ne concernait que ses spécialistes est entrée aujourd'hui dans le domaine public et connaît un essor particulier. Cet essor est, il faut le dire, la conséquence quasi tragique d'un phénomène dont on tente de chercher la réversibilité. L'homme a sa place dans le milieu naturel puisqu'il en tire sa subsistance. Tant que ses connaissances et ses moyens techniques étaient peu développés, son intervention s'avérait tantôt favorable, tantôt nuisible mais toujours l'influence se faisait à une échelle réduite et ne menaçait qu'une petite zone. Aujourd'hui, les interventions humaines ne connaissent ni limites géographiques, ni exclusives de biotopes. Dans de nombreux cas, on peut apprécier la mise en valeur de régions deshéritées, pauvres ou mal exploitées ; c'est ainsi que petit à petit, on voit les milieux naturels, dont l'équilibre s'établit indépendamment de l'action humaine, disparaître au profit de zones cultivées, sinon « amélorées » ou traitées en vue du plus haut rendement. Il est certain que si nos connaissances de l'équilibre biologique naturel étaient complètes et étendues à tous les niveaux, depuis les activités enzymatiques du sol, la microflore, la faune jusqu'à la flore en fonction des climats, on pourrait espérer que les améliorations cherchées par l'homme pour une efficacité immédiate n'aient plus, comme on le connaît aujourd'hui, des conséquences désastreuses à long terme. On pourrait espérer que l'homme cesserait d'être une « nuisance » pour l'homme.

On est loin, il est vrai, de cette connaissance. Il s'agit là d'un long travail de collaboration entre des disciplines de recherches variées où l'on verrait botanistes, microbiologistes, pédologues, zoologistes et spécialistes de toutes autres branches concernées, unir leurs efforts pour décrire, comprendre et expliquer le mécanisme de l'équilibre d'une biocénose naturelle. On sait qu'un tel essai a été entrepris par un groupe de chercheurs dans le cadre d'une Recherche Coopérative sur Programme (R.C.P. 40). Il faut espérer que de telles expériences se multiplieront.

On voit l'urgence de ces recherches car les milieux dit « naturels » deviennent de plus en plus rares. Encore faut-il souhaiter que les milieux utilisés pour la rentabilisation ne soient pas trop rapidement détruits.

L'essor de l'écologie dans le domaine public dissimule en quelque sorte notre méconnaissance des phénomènes de la dynamique écologique des systèmes naturels. Sans doute, le premier travail des écologistes a-t-il été de situer les espèces dans leur milieu, dans leur contexte géographique, de faire une faunistique serrée du plus grand nombre possible de biotopes. Partant de là, ils disposent déjà d'éléments pour chercher la nature des relations interspécifiques d'un groupe. Il a paru tout aussi important aux écologistes de chercher la quantité d'individus intervenant dans les écosystèmes, d'abord pour préciser l'écologie même des espèces ou des groupes systématiques, ensuite pour estimer les biomasses et ceci le plus souvent pour des études de productivité. De nombreuses recherches ont trait au recensement des peuplements.

L'ensemble fondamental, fonctionnel et autonome est l'écosystème *intégral*. Cet ensemble est construit par tous les organismes vivants qui le composent et par le substrat inerte sur lequel il est installé. Chaque fraction de cet écosystème : les végétaux qui en donnent la physionomie par exemple, est partie intégrante du tout. Elle ne peut exister de manière autonome. Il serait donc raisonnable,

si cela était possible, d'étudier simultanément tous les êtres vivants de la biocénose. De tels travaux existent mais ils pèchent souvent, à notre sens, par un découpage systématique n'ayant pas toujours de signification écologique précise. On ne peut pas trouver de relations concrètes entre deux groupes systématiques : entre les Nématodes et les Thécamoebiens par exemple. Même si des corrélations statistiques existent, et ce n'est pas exclu, nous pensons que ces corrélations n'auraient valeur que de coïncidence, de ressemblance ou de dissemblance en quelque sorte mais non de *relation*. Nous en arrivons à une notion qui nous paraît le fondement de toute écologie dynamique et quantitative : *les relations écologiques ne peuvent exister qu'au niveau de l'espèce.*

Une étude bien comprise d'une biocénose devrait ainsi inclure tous ses êtres vivants sur la base d'un recensement de chaque espèce. Un tel travail n'est possible qu'en équipe, conjoignant ainsi l'effort de plusieurs spécialistes ainsi que nous l'avons d'ailleurs déjà dit. Cependant, il nous paraît important d'approfondir l'étude d'un groupe que d'ébaucher l'analyse de l'ensemble. Cette assertion repose sur l'hypothèse théorique suivante : les lois qui régissent l'équilibre d'un groupe (ou sous-ensemble) sont fort probablement les mêmes que celles qui régissent l'ensemble. Le processus d'analyse global d'une biocénose pour en chercher la dynamique passe donc, à notre sens, par l'analyse des cas particuliers pour arriver à une extrapolation sur l'ensemble.

L'équilibre naturel n'est pas une structure statique, immuable. Ses éléments sont, au contraire, en perpétuelle interaction et tout « mouvement » de l'un entraîne une réaction des autres. Dans une biocénose, l'équilibre doit être considéré dans une optique essentiellement dynamique. *L'espèce* est en définitive l'élément qui est à la base de tout équilibre biologique, c'est elle qui par sa dynamique saisonnière exerce sa pression sur l'ensemble des autres. Cette pression de chaque espèce sur ses compagnes conduit à une sorte de stabilité qui est la résultante des dynamiques individuelles de chaque espèce. Nous avons basé notre étude sur la connaissance spécifique des éléments de la biocénose et ceci pour un groupe systématique particulier : les Thécamoebiens.

## INTRODUCTION

Les Thécamoebiens ont fait l'objet de nombreuses observations, pour la plupart systématiques, depuis le siècle dernier, citons Leclerc (1815), Ehrenberg (1838), Dujardin (1835, 1837, 1841), plus tard Penard nous offre une littérature abondante. Nous ne parlerons pas ici de tous les auteurs qui ont abordé le sujet : Bonnet, Chardez, Da Cunha, Decloître, Deflandre, de Groot, Gauthier-Lièvre Golemansky, Grospietsch, Heal, Hoogenraad, Jung, Kufferath, Leidy, Moraczewski, Rosa, Schönborn, Thomas, Van Oye, Varga, Volz etc...

Dans les biotopes aquatiques, les Thécamoebiens sont représentés par un grand éventail d'espèces. Les techniques de prospections y sont d'ailleurs relativement aisées. Ceci explique pourquoi les chercheurs ont d'abord étudié les eaux douces, étendant parfois leurs recherches aux mousses et aux sphaignes. La mise en évidence des Thécamoebiens dans les sols est difficile et bien que quelques espèces aient été signalées dans des travaux plus anciens, il faut attendre 1955 pour que Bonnet et Thomas entreprennent les premiers travaux notables sur ces milieux. Plus tard, d'autres auteurs ont étudié quelques sols (Chardez, Decloître, Heal, Golemanski, Schönborn) mais le travail écologique le plus important sur les Thécamoebiens du sol a été publié par Bonnet, en 1964. On doit à cet auteur des informations écologiques importantes et qui ont servi de point de départ au travail exposé ici.

L'eau est nécessaire à la survie des Thécamoebiens comme à celle de tous les Protozoaires ou de tout organisme inférieur et on pourrait préciser : l'eau liquide, utilisable pour les échanges alimentaires et respiratoires. On peut se demander comment de telles exigences se trouvent satisfaites dans les sols. La taille réduite, la morphologie de la thèque souvent aplatie, l'ouverture de la thèque (pseudostome) souvent réduite à une fente très étroite, le mode d'émission pseudopodique en lame ventrale très mince permettent à l'animal de tirer profit de l'eau sous forme pelliculaire. Ceci explique que les sols, et principalement ceux qui peuvent retenir une grande quantité d'eau sont très riches en Thécamoebiens.

Les Thécamoebiens sont considérés d'une manière générale comme acidophiles. Il est vrai que dans les sols acides, quand la couche d'humus est épaisse, on trouve facilement des Thécamoebiens. Cependant, les travaux de Bonnet (1964) ont mis en évidence des espèces et des associations thécamoebiennes dans tous les types de biotopes. Il ressort de cette étude que sur les sols jeunes, la roche-mère influence fortement les associations thécamoebiennes. Dans les sols évolués et humifères, cette influence n'apparaît plus et on trouve des associations climaciques très comparables entre elles quel que soit le sous-sol.

Cette conclusion, particulièrement intéressante, nous a menée à nous interroger sur la nature de cette stabilité climacique et en quelque sorte à la décrire dans le temps et ceci dans l'esprit que nous avons souligné dans l'avant-propos.

Les sols forestiers, principalement ceux d'humus brut, où la minéralisation de la matière organique se fait mal et où s'accumule une couche épaisse de litière en décomposition, appartiennent à ce type climacique. Le caractère généralement acide de ces milieux ne peut que présager d'un critère favorable aux Thécamoebiens. Les Thécamoebiens y sont, en effet, abondants et de tels milieux se prêtent bien à une étude quantitative.

Certains pensent qu'il est préférable, avant de chercher à décrire et à analyser le dynamisme fonctionnel d'un ou de plusieurs peuplements, d'établir d'abord leur répartition spatiale afin de déter-

miner à quel type de distribution ils appartiennent. Deux raisons nous ont amené à négliger volontairement cette question. La première est technique. Pour étudier la distribution spatiale d'individus aussi petits que les Thécamoebiens, il faudrait prélever des échantillons extrêmement petits et les références pour l'expression de la densité seraient alors très imprécises. La deuxième est qu'on a toute raison de croire qu'on a affaire à une distribution de type agrégatif.

Nous exposons ici, l'étude détaillée de trois stations d'humus brut. Ce travail a pour but de montrer, par l'analyse exhaustive de toutes les espèces de Thécamoebiens pendant une année complète et à raison d'un échantillonnage hebdomadaire, que dans un milieu structuralement stable, relativement bien tamponné en ce qui concerne la température, l'humidité et le pH, chaque système, bien que s'apparentant très manifestement aux autres sur le plan spécifique, maintient son rythme propre, autonome, répondant à un équilibre interne.

Le travail comporte trois parties principales. La première décrit les trois biotopes analysés. Deux stations se situent en Moyenne-Belgique, dans la Forêt de Meerdael, dans la partie appelée « Bois de Molendaal » au sud de Louvain. La troisième station est située au sud-est de Paris, dans la Forêt de Sénart, dans un site protégé et étudié dans le cadre d'une Recherche Coopérative sur Programme (R.C.P. 40). Nous en avons décrit les caractéristiques de la période étudiée.

La deuxième partie expose nos connaissances actuelles sur la biologie des Thécamoebiens, leur position systématique, les adaptations morphologiques de la thèque et les quelques éléments dont nous disposons concernant la biologie de ce groupe.

La troisième partie, la plus importante et essentiellement originale, aborde l'écologie de trois peuplements thécamoebiens au cours d'une année. Au départ, la mise au point d'une méthode de numération (Coûteaux, 1967) a ouvert la voie à un type d'investigation écologique quantitative (l'étude des densités spécifiques) qui n'avait pu être faite pour aucun Protozoaire jusqu'ici. Nous avons pu étudier ainsi quantitativement et qualitativement la composition des différents peuplements, les variations saisonnières des peuplements et des populations principales et ceci par les autocorrélations, les relations entre celles-ci et certains facteurs de milieux. Par l'analyse factorielle, nous avons pu extraire de nos données des indications particulièrement intéressantes sur les relations interspécifiques et ceci en intégrant la dynamique des espèces.



*PREMIÈRE PARTIE*

## **LE BIOTOPE**



## 1. — VÉGÉTATION ET CARACTÉRISTIQUES PÉDOLOGIQUES DES STATIONS

## 1) Forêt de Meerdael : Chênaie à luzule.

## Composition floristique.

Strate arborescente :	<i>Fagus sylvatica</i>	5
	<i>Quercus petraea</i>	1
Strate arbustive :	<i>Fagus sylvatica</i>	+
Strate sous-arbustive :	<i>Lonicera periclymenum</i>	2
	<i>Rubus sp.</i>	2
Strate herbacée :	<i>Deschampsia flexuosa</i>	5
	<i>Molinia caerulea</i>	2
	<i>Vaccinium myrtillus</i>	2
	<i>Luzula pilosa</i>	2
	<i>Luzula luzuloïdos</i>	2
	<i>Luzula campestris</i>	2
	<i>Prunus serotina</i>	+
	<i>Sorbus aucuparia</i>	1
	<i>Carex pilulifera</i>	+
	Strate muscinale :	<i>Polytrichum formosum</i>
<i>Mnium hornum</i>		2
<i>Dicranella heteromalla</i>		2

Le relevé de la végétation a été faite grâce à la collaboration de M. Michel Couteaux du Laboratoire de Botanique et Biologie Végétale de l'Université Scientifique et Médicale de Grenoble d'après De Langhe e. a. (1967). La végétation témoigne d'un sol de caractère acide, de type moder tendant vers le mor (par la présence assez marquée de la myrtille). *Molinia caerulea* indique que le niveau de la nappe phréatique est très variable.

Malgré la strate herbacée quelque peu importante, le recouvrement de la surface du sol est tel qu'il reste de grandes plages nues. C'est dans ces plages que les échantillonnages ont été faits.

Sur le plan pédologique, seules les couches superficielles nous intéressent. La litière, assez abondante pendant toute l'année est relativement épaisse (4 à 5 cm). La couche de fermentation où la décomposition des feuilles est amorcée mais où on observe encore des fragments structurés de débris végétaux est la plus riche en Thécamoebiens, c'est pourquoi nous avons concentré nos recherches à ce niveau. Les couches plus profondes sont relativement pauvres. L'influence de la profondeur a été étudiée précédemment (COUTEAUX, 1972 a).

Pour les Thécamoebiens, on peut considérer la couche de fermentation de la litière comme un biotope bien particulier dont la morphologie structurale paraît adéquate à des organismes aquatiques tels que les Protozoaires.

## 2) Forêt de Meerdael : Pessière.

*Composition floristique* : fci, la diversité est très faible. La strate arborescente est composée exclusivement de *Picea abies*. Il n'y a pas de strate arbustive et le sol est quasi nu à l'exception de quelques mousses que nous avons évitées lors de l'échantillonnage.

Il s'agit d'un mor typique, le profil pédologique passe presque sans transition du niveau A<sub>0</sub> de la litière épaisse d'aiguilles d'épicéas à l'horizon B de lessivage. La litière très épaisse témoigne d'une accumulation très ancienne. Elle offre aux microorganismes et spécialement aux Thécamoebiens, un milieu très stable.

Le pH a été cité dans une publication antérieure (COÛTEAUX, 1972 a). Il est sensiblement le même dans les deux stations de la forêt de Meerdael : pH 4,3. Quelques analyses de sol ont été faites par le laboratoire d'Écopédologie du C.E.P.E. de Montpellier. Nous remercions M. P. Lossaint qui a bien voulu les prendre en charge.

TABLEAU 1. — Teneur en Carbone, en Azote, rapport Carbone/Azote et pourcentage de Matière organique (M. O.) dans les sols de la Forêt de Meerdael (FM : chénaie à luzule ; A<sub>1</sub> : pessière).

	Carbone %	Azote %	C/N	M.O. %
FM	8,61	0,464	18,55	14,2
A <sub>1</sub>	12,09	0,480	25,1	20,0

Le rapport C/N est élevé dans les deux stations. Ceci correspond bien au fait qu'il s'agit de deux niveaux de surface dans des biotopes acides. C'est la pessière qui est la plus riche en matière organique.

## 3) Forêt de Sénart : Chénaie à molinie.

La station de la Forêt de Sénart nous offre des renseignements bien plus abondants que les stations belges. Elle a fait l'objet d'une recherche d'équipe où de nombreux spécialistes ont fait prélèvement et analyses.

*Composition floristique* : Le relevé, exécuté par M. A. Lacoeste a été publié par Vannier (1970), il n'est pas nécessaire d'en donner une nouvelle fois le contenu. On peut comparer cette station avec celle de la chénaie à luzule de la Forêt de Meerdael. C'est principalement sur la molinie, indicatrice de l'oscillation de la nappe phréatique, qu'il est intéressant de faire la comparaison. La dominance de cette espèce en Forêt de Sénart est le signe que ce biotope est particulièrement humide au moins temporairement. Les caractéristiques pédologiques confirment d'ailleurs cet état des choses.

La description pédologique a été publiée par Bauzon, Rouiller et Bachelier (1967), par Vannier (1970) et reprise des premiers auteurs par Bachelier et Combeau (1971). Nous ne reprendrons donc pas ces données ici. Le rapport C/N du niveau de surface de la chénaie à molinie est le même que celui de la pessière. Il s'agit d'un milieu très organique. Le pH 3,7 est plus acide qu'en Forêt de Meerdael.

Nous disposons pour la Forêt de Sénart de bien d'autres données et nous aurions pu en réunir davantage pour les stations de la Forêt de Meerdael, si les moyens nous en avaient été donnés. Cependant, il nous semble que pour les organismes que nous étudions les caractéristiques réunies sont suffisantes pour définir les biotopes par comparaison les uns aux autres, et par opposition à d'autres groupes de biotopes. Car pour citer Rioux (1958) : « l'écologie n'est pas l'étude d'un milieu quelconque mais du milieu de tel ou tel organisme. Aussi bien l'écologiste n'a-t-il pas le droit d'analyser sans distinction tous les caractères d'un biotope ».

Dans les trois biotopes, l'analyse des Thécamoebiens a été réalisée dans la couche de fermentation de l'horizon A<sub>0</sub>. Bien que nous ayons affaire à des feuillus (chénaie à luzule et chénaie à molinie) d'une part et à des résineux (pessière) d'autre part, quand la décomposition des feuilles mortes est amorcée, les différences de structure du substrat s'estompent et celui-ci apparaît très noir et très humide. D'après Duchaufour (1965), dans les milieux très acide et biologiquement peu actifs (ceci est bien entendu, fonction de la microflore), l'activité des microorganismes se limite aux processus de décomposition de la matière organique fraîche alors que les processus de synthèse sont presque inexistantes : « l'humification, lente et incomplète, aboutit à des composés peu polymérisés, facilement dispersés, souvent solubles ; la lignine sous l'action des « lignivores » acidophiles, se fragmente et donne des « monomères » peu polymérisés. La polymérisation étant faible, il se forme surtout des acides fulviques et des acides humiques bruns ».

Dans ces milieux où l'activité microbiologique (des lombricidés, par exemple) est nulle, la superposition des strates d'accumulation est respectée et la structure de l'horizon superficiel diffère absolument des niveaux

sous-jacents. On peut d'ailleurs observer que la limite entre l'horizon A<sub>0</sub> et l'horizon A<sub>1</sub> est très nette et assez horizontale. La capacité de rétention en eau de ces horizons est très grande au point que, à l'état humide, ils arrivent à intercepter presque toute l'eau de pluie (DUCHAUFOUR, 1965). Pendant les périodes où la pluie est rare, la réhumectation de la matière organique est, au contraire très lente et la perméabilité des horizons de surface est alors très grande. Dans les régions étudiées cependant, nous verrons par l'étude du climat que la pluviométrie est quasi constante pendant toute l'année.

Le substrat offert aux Thécamoebiens paraît assez favorable, à partir du moment où ceux-ci s'accroissent d'une acidité élevée. En effet, la stabilité de structure, la capacité de rétention en eau élevée sont des facteurs intéressants pour des organismes qui, comme ces Protozoaires, sont assez statiques et ont un développement plus lent, en général, que les autres Protozoaires. Schönborn (1964) a représenté schématiquement la position probable des Thécamoebiens *in situ*. Il faut cependant remarquer qu'il néglige l'adhérence du pseudostome au substrat, principalement pour les Thécamoebiens édaphiques à sole ventrale. Nous abordons ici des problèmes qui seront détaillés plus loin lorsque nous parlerons de la morphologie des Thécamoebiens édaphiques.

Pour conclure, les trois stations choisies présentent surtout des similitudes : similitude floristique pour les deux chênaies où celle de la Forêt de Sénart témoigne d'un facteur d'humidité, similitude pédologique pour les trois humus : ils sont tous très acides (particulièrement celui de la Forêt de Sénart) et très riches en matière organique, similitude lithologique pour les trois sous-sols : ils sont tous sableux ou sablo-limoneux.

## II. LE CLIMAT

Nous avons abordé l'étude du climat sous deux aspects : d'abord une analyse assez générale de la région, ensuite quelques renseignements de détails sur le microclimat. Les deux stations belges sont assez proches l'une de l'autre, les caractères climatiques régionaux sont valables pour l'ensemble. La Forêt de Sénart présente quelques particularités que nous allons souligner. Les trois sites s'apparentent cependant, climatiquement ; ils sont, en effet, soumis à un climat typiquement océanique à précipitations réparties presque uniformément sur toute l'année.

Sur le plan régional, nous avons réuni des données de température de l'air sous abri à 1 m 50 du sol, aux données de pluviométrie. Nous disposons de moyennes sur trente ans d'une part et d'autre part de mesures faites pendant l'année d'observation des Thécamoebiens. Nous disposons, en outre, pour cette année, de données concernant la pluviosité, le nombre de jours de gelée et d'hiver, l'humidité relative (qui nous permet de mesurer le déficit de saturation).

Au niveau de la station, nous avons réuni des mesures de température du sol, d'humidité actuelle. En Forêt de Sénart, nous disposons encore de données concernant le niveau de la nappe phréatique et de l'évaporation.

L'ensemble de ces mesures nous permettra d'une part de caractériser le biotope et d'autre part, de chercher à définir les relations entre les populations et les facteurs écologiques.

### A. Forêt de Meerdael.

#### 1) Données climatiques régionales.

Quelques données météorologiques permettront de situer climatiquement la Forêt de Meerdael. Ces indications générales sont extraites de Poncelet et Martin (1947). Il s'agit de moyennes de mesure faites pendant 30 ans à la station météorologique d'Uccle.

La température moyenne annuelle est de 9,9, les précipitations annuelles atteignent 835 mm et les extrêmes vont de 417 mm à 1075 mm. Il ne s'agit donc pas d'une région à pluviométrie très élevée, cependant la répartition des pluies au cours de l'année entraîne rarement un déficit hydrique important. On voit en effet que le minimum des précipitations se situe en février, le maximum en juillet. Le diagramme ombro-

thermique (fig. 1 b) où figurent la température moyenne mensuelle et la pluviométrie moyenne mensuelle selon une échelle conventionnelle (GAUSSEN, 1954) témoigne d'un climat océanique sans saison sèche.

Il arrive, cependant, que certaines années soient particulièrement sèches. Lebrun (1965) signale qu'à Heverlée (à proximité de la Forêt de Meerdael) l'année 1961 a connu une saison sèche en été; ceci s'avère cependant très rare. En ce qui concerne notre période d'expérimentation, c'est-à-dire l'année 1967-1968, et sur la base des données d'Uccle (la station d'Heverlée ayant été supprimée), le diagramme ombrothermique (fig. 1 a) nous montre que la courbe de température moyenne de 1967-1968 est assez proche de celle d'Uccle, sur 30 ans. Les précipitations, par contre, sont plus variables. Le mois d'avril est relativement sec (25 mm) mais la température n'atteignant que 10°, il ne s'agit pas d'une saison sèche au sens de Gausсен. Remarquons que les diagrammes ombrothermiques de Gausсен ont été conçus pour caractériser des climats sur des périodes d'observation assez longues. L'utilisation que nous en faisons sur une période de un an n'a donc pas la même signification. Nous pensons cependant qu'elle offre une indication précieuse qui la justifie.

Sur les diagrammes ombrothermiques figure une courbe en pointillé. Celle-ci représente la fraction pluviométrique théorique, c'est-à-dire la pluviométrie moyenne mensuelle calculée sur les précipitations totales annuelles et pondérées par le nombre de jours de chaque mois.

$$FPT = \frac{P \times n}{365} \quad P = \text{pluviométrie annuelle} \\ n = \text{nombre de jours du mois}$$

Ce calcul offre un critère de définition de périodes plus ou moins sèches en fonction des précipitations uniquement. Ainsi, on voit que (fig. 1 b), sur 30 ans, le début de l'année est plutôt déficitaire alors qu'à partir du mois de juillet jusqu'en décembre et à l'exception de septembre, les précipitations dépassent la fraction pluviométrique théorique. L'humidité estivale est caractéristique de la région, le caractère océanique se fait nettement sentir. La Forêt de Meerdael n'est qu'à une centaine de km de la mer.

La fraction pluviométrique théorique a été appliquée à la pluviométrie de l'année 1967-1968 (fig. 1 a) pendant deux périodes, les précipitations sont supérieures à cette fraction : décembre-janvier-février et juillet-août-septembre, pendant le reste de l'année, c'est-à-dire les mois de printemps et d'automne, les précipitations lui sont inférieures.

On connaît l'empirisme qui a été à l'origine de nombreux indices climatiques et les conditions parfois très locales de leur signification. Nous avons cependant jugé utile d'en représenter deux, à titre indicatif, afin de mieux visualiser les conditions climatiques offertes aux Thécamoëbiens.

Dajoz (1971) nous met en mémoire une expression mensuelle de l'indice d'acidité de Martonne :

$$i = \frac{12 p}{t + 10}$$

où p = précipitations mensuelles  
t = température mensuelle.

Il nous a paru intéressant de l'utiliser pour l'année 1967-1968 (fig. 1 c) car il confirme la tendance sèche du mois d'avril, tendance que nous soupçonnions déjà par le diagramme ombrothermique. De plus, on peut individualiser deux périodes relativement sèches : avril-mai-juin et octobre-novembre, périodes qui correspondent aux périodes déficitaires mises en évidence par la fraction pluviométrique théorique.

Le climatogramme : température de l'air — pluviométrie (fig. 1 d), associe les mois de printemps et d'automne tandis que l'été et l'hiver ont des positions extrêmes.

La pluviosité (fig. 1 e) (nombre de jours de pluie) mensuelle est une donnée intéressante car elle nous renseigne sur la nature du régime hydrique. Le minimum se situe, pour la période étudiée, au mois d'avril avec 12 jours de précipitations mesurables c'est-à-dire égal ou au dessus de 0,1 mm, le minimum au mois de décembre avec 26 jours et au mois d'août avec 25 jours. Le total des précipitations de l'année étudiée est de 813,4 mm. C'est une année très proche de la moyenne. Bien que la quantité d'eau ne soit pas très importante si on la compare à d'autres régions, ce type de climat n'en reste pas moins très humide en raison précisément de sa pluviosité élevée.

Le nombre de jours de gelée (minimum  $\leq 0^{\circ}\text{C}$ ) et le nombre de jours d'hiver (maximum  $\leq 0^{\circ}\text{C}$ ) pour l'hiver 1967-1968 sont réunis au Tableau 2.

## 2) Données microclimatiques.

Les mesures faites sur les lieux même de l'échantillonnage donnent une image plus précise du climat local. Il s'agit essentiellement de mesures de température et d'humidité du sol.

— La température du sol a été mesurée toutes les semaines dans chénaie à luzule (fig. 2 a). En raison de la proximité de la pèssière, nous n'avons pas jugé utile d'opérer les mêmes mesures dans cette dernière station. Nous avons utilisé la méthode Pallman-Berthet (БЕРТНЕТ, 1960), basée sur l'action de la chaleur sur la

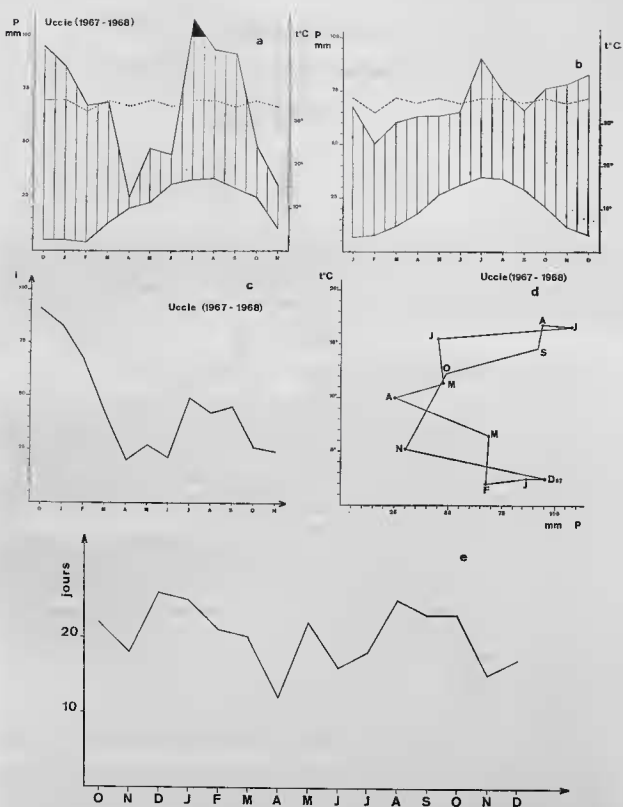


FIG. 1. — a : Diagramme ombrothermique de la station météorologique d'Uccle pour l'année 1967-1968 (d'après COU-TEAUX, 1975 a), b : diagramme ombrothermique de la station météorologique d'Uccle pour la période 1901-1930 [en pointillé : fraction pluviométrique théorique), c : indices mensuel d'aridité pour l'année 1967-1968 d'après les données de la station météorologique d'Uccle, d : climatogramme température-pluviométrie pour l'année 1967-1968 d'après les données de la station météorologique d'Uccle, e : pluviosité de l'année 1967-1968 à Uccle.

TABLEAU 2. — Uccle, 1967-1968 : nombre de jours de gelée et d'hiver.

	jours de gelée	jours d'hiver
novembre	11	—
décembre	18	2
janvier	16	2
février	16	2

vitesse d'inversion du saccharose. Huit tubes contenant une solution de saccharose à 0°C ont été placés au hasard dans le sol, au niveau de la couche de fermentation. Au bout de temps dont on veut connaître la moyenne de température (ici, nous avons choisi une semaine puisque les échantillonnages de Thécamboiens sont hebdomadaires), les tubes sont remplacés par d'autres. Les solutions raménées en laboratoire dans des bouteilles thermos remplies de glaçons sont ensuite soumises à l'analyse du polarimètre afin de déterminer la quantité de saccharose inverti. La relation :

$$K' \tau = \frac{1}{T} \log \frac{\alpha_0 - \beta_0}{\alpha - \beta_0}$$

où  $\alpha_0$  = pouvoir rotatoire d'une solution de référence

$\alpha$  = pouvoir rotatoire de la solution mise en place

$\beta_0$  = 9°10.

permet de calculer la constante d'inversion  $K' \tau$ . La température peut être lue à partir de cette constante sur des tables (BERTHET, 1960). Cette méthode permet d'estimer la température moyenne de la semaine. Berthet (1960) estime que cette mesure logarithmique est particulièrement bien appropriée à des observations écologiques. Il faut cependant remarquer que, en dessous de 0°C, il n'y a pas d'inversion du saccharose et les moyennes ainsi mesurées sont forcément plus élevées que celles mesurées avec un thermomètre. Notons en outre que bien des phénomènes biologiques sont liés à des extrêmes qu'il est impossible de déceler par cette méthode. Il faut cependant considérer son côté pratique : la méthode permet de mesurer des températures à des endroits très divers, et aussi nombreux que l'on veut, sans mobiliser d'appareillage sur le terrain. Les tubes de solution cachés dans le sol ne craignent pas la curiosité des promeneurs.

Les températures moyennes hebdomadaires de l'air et du sol ont été représentées sur le même graphique (fig. 2 a). La moyenne annuelle de la température de l'air à 1 m 50 du sol en milieu découvert a été de 9°7 C pendant la période étudiée, celle de la couche humifère de la chénaie à luzule de la Forêt de Meerdael de 8°8 C. Il y a donc une absorption de calories entre les deux niveaux. La quantité de chaleur reçue en milieu découvert est plus élevée que celle qui arrive dans le sol.

Pendant les périodes chaudes, la température de l'air est plus élevée que celle du sol. Pendant l'hiver, l'inverse se produit, autrement dit, le caractère thermiquement tamponné du sol apparaît. La première inversion des températures se produit aux environs d'une température moyenne de 10°C, au début de la période hivernale, la deuxième se produit de manière moins précise, mais on peut la situer au début du mois de mars, aux environs de 3°C seulement. Notons qu'à partir de cette date et jusqu'au mois de mai, les deux courbes se croisent fréquemment. A la fin de l'hiver, l'épaisse couche de litière protège les couches d'humus de l'échauffement extérieur. Pendant le printemps, les variations de température sont importantes. Ce n'est qu'à partir du mois de mai, aux environs d'une température moyenne de 10°C que l'inversion est définitive. A ce moment, grâce à l'élévation de température, l'action minéralisante des microorganismes aura fait évoluer les couches superficielles du sol, les arbres auront garni leurs frondaisons. On en arrive au modèle estival où le sol est toujours plus frais que l'atmosphère environnante.

— L'humidité actuelle hebdomadaire a été mesurée de la manière suivante : vingt échantillons d'humus ont été mélangés de façon à obtenir 50 gr de sol frais. Ceux-ci, après un séjour de 24 h dans une étuve à 104°C, ont été pesés. Nous avons jugé utile de prendre plusieurs échantillons étant donné que la teneur en eau du sol est spatialement très variable et dépend de nombreux facteurs : structure, texture, couverture végétale etc... Le calcul se fait de la manière suivante :

$$\text{Humidité actuelle} = \frac{\text{Poids frais} - \text{Poids sec}}{\text{Poids sec}} \times 100$$

Ces valeurs ont été représentées sur la fig. 2 b. Les mesures de la chénaie à luzule s'étendent du mois de juin



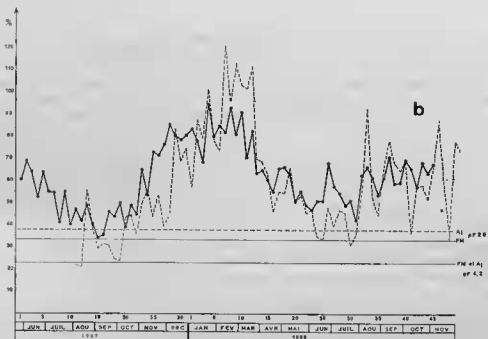
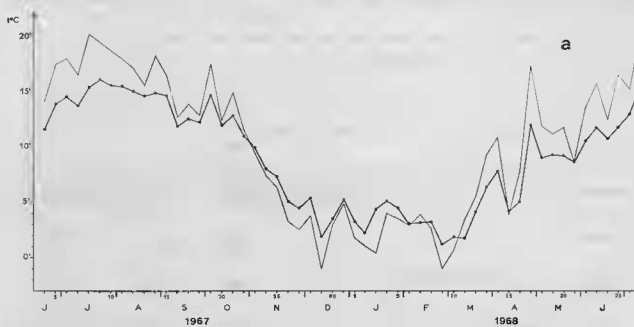


FIG. 2. — a : Températures moyennes hebdomadaires de l'air (en trait fin) à Uccle et du sol (en trait épais) en Forêt de Meerdael, b : humidités actuelles hebdomadaires de l'humus de la chênaie à luzule (en trait épais) et de la pessière (en pointillé) avec indications des pF 2,5 et 4,2 pour la chênaie à luzule (FM) et la pessière (A<sub>1</sub>) (d'après COÛTEAUX, 1975 a).

1967 au mois de novembre 1968 ; celles de la pessière s'étendent du mois d'août 1967 au mois de décembre 1968. Les saisons y apparaissent immédiatement. Quelques paramètres rendront la comparaison entre stations plus aisées (Tableau 3).

TABLEAU 3. — Caractéristiques de l'humidité actuelle pour les trois stations.

	FM	A1	FS	
			0 cm	2,5 cm
Moyenne annuelle	66,1 %	64,8 %	66,6 %	30,3 %
Maximum	94,5 % janvier	120,7 % février	147,0 % décembre	52,0 % décembre
Minimum	42,6 % juillet	31,2 % juillet	11,5 % septembre	12,0 % septembre
Écart moyen entre deux mesures hebdomadaires successives	8,4 %	15,2 %	16,4 %	7,8 %
Coefficient de variation V	77,4 %	121,6 %	37,8 %	115,4 %

Les relations entre l'humidité actuelle et la hauteur des précipitations n'est jamais évidente. Trop de facteurs entrent en jeu depuis le moment où la pluie tombe sur le feuillage des arbres jusqu'à ce qu'elle arrive au niveau de l'humus. A partir de ce moment, d'autres facteurs interviennent pour lui permettre de se maintenir à ce niveau ou de percoler vers des niveaux plus profonds. Cependant, pluie et humidité du sol ne sont évidemment pas indépendantes. Que devient l'eau apportée par les précipitations dans un écosystème forestier ? Ce problème a été étudié par Schnock et Galoux (1967) dans une hêtraie mélangée calcicole, en Belgique. Schnock (1968) montre qu'en phase feuillée, pour l'année 1967, 73,0 % des précipitations atteignent le sol par égouttement à travers les feuilles, 4,6 % s'écoulent le long des troncs, 22,4 % sont interceptés et restitués à l'atmosphère sous forme de vapeur ou assimilés directement par les plantes. En phase défeuillée, 80,5 % des précipitations tombent par égouttement, 10,4 % par écoulement le long des troncs et 9,1 % sont interceptés. L'interception, plus élevée en été, ne suffit pas cependant à justifier l'assèchement du sol. Il faut tenir compte du fait qu'une grande partie de l'eau ne reste pas dans les couches superficielles, surtout en période sèche. En effet, plus le sol est sec, plus la percolation est rapide. Enfin, la teneur en eau de l'humus se trouve le plus directement liée à l'humidité relative de l'air et aux phénomènes d'évapotranspiration.

Nous avons représenté sur la même figure l'humidité actuelle de la chénaie à luzule et celle de la pessière (fig. 2 b). Les moyennes mensuelles sont presque équivalentes : 66,1 % dans la chénaie à luzule, 64,8 % dans la pessière. Cependant les extrêmes de la pessière sont plus accentués ; la variabilité est notablement plus importante.

L'écart moyen entre deux mesures hebdomadaires successives est de 8,4 % dans la chénaie et de 15,2 % dans la pessière. De plus le coefficient de variation V de cet écart signifie que dans la pessière (121,6 %) cette variation est beaucoup plus instable que dans la chénaie à luzule (77,4 %). Il faut voir, ici, l'influence de la nature du sol. La pessière, plus sableuse, retient moins bien l'eau, qui percole plus rapidement que dans la chénaie voisine.

Les deux cycles ont cependant la même allure et en dépit de l'été pluvieux, on voit que le sol subit un assèchement progressif depuis le mois d'avril que nous avons déjà déterminé comme le plus sec d'après le climat régional. L'assèchement s'accroît encore en mai et juin ; il persiste dans la pessière au mois de juillet où, après une période sèche, la litière et l'humus sont plus perméables. Ensuite, au mois d'août, la rétention de l'eau est plus intense du fait de l'excès des précipitations du mois précédent. Cette explication ne suffit pas à comprendre les problèmes de l'eau dans le sol. Ceux-ci sont particulièrement complexes car s'il faut tenir

compte de la qualité structurale de l'humus, il ne faut pas négliger les échanges hydriques qui se font au niveau du sol. Le déficit de saturation (VANNIER, 1972) pourrait assez bien évoquer ces échanges en rendant compte des possibilités d'évaporation en fonction de l'humidité relative et de la température de l'air.

Ce déficit s'exprime de la manière suivante :

$$dS = P_{\text{vap.sat.}} - P_{\text{vap.}}$$

où  $P_{\text{vap.sat.}}$  = pression de vapeur saturante à la température du moment.

$P_{\text{vap.}}$  = pression de vapeur réelle à cette même température.

$$P_{\text{vap.}} = \text{humidité relative} \times P_{\text{vap.sat.}}$$

Le déficit de saturation (fig. 3) présente son maximum au mois d'avril, ce qui correspond aux premiers signes d'assèchement. En mai, ce déficit est moins important. Juin, juillet sont des mois où le déficit est important et dès le mois d'août, le déficit s'atténue pour atteindre le minimum hivernal.

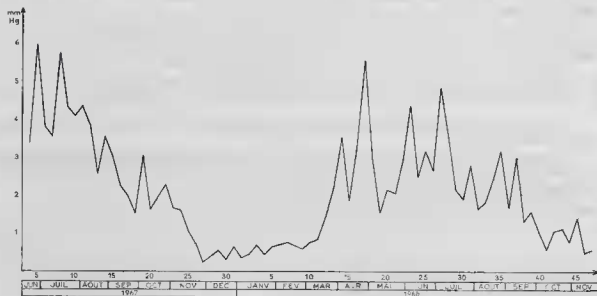


FIG. 3. — Déficit de saturation de l'air à Uccle.

L'humidité actuelle, si elle nous donne un renseignement précieux sur l'état hydrique du sol, ne peut pas être utilisée comme telle lorsqu'il s'agit de populations animales. La position des Thécamoebiens dans le sol est particulière. Il s'agit en effet d'un groupe d'animaux aquatiques. L'observation du sol au microscope stéréoscopique ou mieux : au microscope à balayage permet de se rendre compte du mode d'adaptation des genres proprement édaphiques (*Centropyxis*, *Plagopyxis*, *Cyclopyxis* principalement). En effet, ces Thécamoebiens ont une forme plus ou moins hémisphérique, parfois allongée selon l'axe de symétrie. Ils présentent tous une surface dite « ventrale » plate ou même légèrement creusée. C'est sur cette surface qu'ils se tiennent fixés au substrat et y progressent en glissant « à la manière d'une patelle » (BONNET, 1964). Ils profitent en effet de la mince pellicule d'eau qui adhère aux particules du sol pour y étendre leur cytoplasme et subvenir à leurs besoins vitaux. Aussi étonnant que cela puisse paraître, une faible quantité d'eau suffit à leur survie. Ils n'ont pas besoin que les pores du sol soient saturés d'eau, les forces de tension superficielle assurent le maintien d'une pellicule d'eau sur la thèque au même titre que sur le substrat et les Thécamoebiens se trouvent entourés d'eau de toute part.

On peut se demander s'il existe un seuil au-delà duquel les Thécamoebiens ne trouveraient plus la quantité d'eau suffisante à leur survie. Bonnet (1964) a utilisé le point de flétrissement permanent (DUCHAFOUR,

1965) comme critère de classification de l'humidité des sols. Rappelons que le point de flétrissement permanent correspond à la quantité d'eau restant dans le sol quand les plantes se fanent. Cette quantité d'eau est caractéristique de la texture du sol, ainsi un sol sableux a un point de flétrissement permanent très bas alors qu'un sol organique l'a bien plus élevé. On dit que celui-ci est physiologiquement sec pour les plantes.

Le point de flétrissement permanent est en relation avec le potentiel capillaire (pF) du sol. Le pF correspond à l'énergie de rétention d'eau par le sol. On sait que, pour tous les sols, le point de flétrissement permanent se situe à pF 4,2. L'étude de Bonnet (1964) fait apparaître une relation écologique entre ce pF 4,2 et le peuplement thécamoebien. Ainsi les sols où le pF 4,2 correspond à une teneur en eau très faible contiennent une faune très aérophile. Par contre, ceux dont le pF 4,2 correspond à une teneur en eau assez élevée (et que l'on considère comme physiologiquement sec pour les plantes) hébergent des espèces de sols assez humides voire franchement humides. Ceci nous laisse présumer qu'on aurait tort de donner au point de flétrissement permanent la même signification pour les Thécamoebiens que pour la végétation, d'autant que dans le cas qui nous occupe, les espèces végétales dont l'enracinement est le plus superficiel atteignent quand même des niveaux plus profonds et plus minéralisés que la couche humifère.

Il n'est pas justifié de n'accorder, a priori, d'attention qu'au point de flétrissement permanent, car il est des organismes pour lesquels le seuil de déficit hydrique se situe à des pF bien plus élevés. C'est ainsi que le seuil microbien se situe au pF 5,6 (DOMMERMES et MANGENOT, 1970). En Forêt de Meerdael, l'humidité est toujours très élevée et ne descend qu'exceptionnellement en dessous de la capacité au champ (pF 2,5) correspondant à la quantité maximale d'eau capillaire retenue par le sol.

Les mesures de pF ont été faites par M. G. Vannier au laboratoire d'Écologie Générale de Brunoy. Sur la fig. 2 b, les pourcentages d'eaux au pF, 2,5 et 4,2 ont été représentés pour les deux stations. Notons qu'en chénaie à luzule comme dans la pessière le pF 4,2 est presque le même.

L'humidité actuelle de la pessière atteint, en août, septembre, octobre 1967 et en juin, juillet 1968, des valeurs inférieures à la capacité au champ. Il semble même qu'en août 1967, le point de flétrissement permanent ait été atteint en surface. A cette époque, notre échantillonnage de Thécamoebiens n'était pas commencé.

Dans la chénaie à luzule, la capacité au champ n'est jamais atteinte, ceci en raison du caractère plus stable de l'humidité actuelle.

La séquence des pF (fig. 4) permet de constituer les courbes de potentiel capillaire de chaque station. La quantité d'eau utile, c'est-à-dire la différence entre la teneur en eau pour le pF 2,5 et celle pour le pF 4,2 est plus grande dans la pessière que dans la chénaie à luzule.

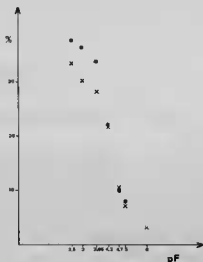


FIG. 4. — Potentiel capillaire, × : chénaie à luzule, 0 : pessière.

En conclusion, le climat de la Forêt de Meerdael est assez tempéré, bien que l'hiver y soit froid. L'humidité est très élevée et n'atteint jamais un seuil critique, du moins en période chaude. On verra plus loin qu'il n'est pas exclu de penser que le froid et le gel constituent des obstacles au développement en tant que réducteurs de l'eau utilisable.

## B. Forêt de Sénart.

## 1) Données climatiques régionales.

La température moyenne annuelle du Parc Montsouris, calculée pendant la période 1931-1960 est de 11°5 C. Elle est donc nettement plus élevée qu'à Uccle. Ceci s'explique par la position méridionale de Paris. Les précipitations annuelles, pour la même période, atteignent 619 mm, en moyenne. Elles sont donc moins importantes qu'à Uccle. En août, il pleut le plus, en mars il pleut le moins. Le diagramme ombrothermique (fig. 5 a) de la période citée ci-dessus témoigne d'un climat océanique. Les précipitations sont assez uniformes, toute l'année. La courbe de pluviosité (fig. 5 b) est d'ailleurs assez significative de ce type de climat. On y a noté tous les jours où les précipitations égalent ou dépassent 0,1 mm, ceci en moyenne sur 30 ans.

La fraction pluviométrique théorique met en évidence un hiver un peu plus sec que l'été encore que les précipitations du mois de janvier dépassent la moyenne.

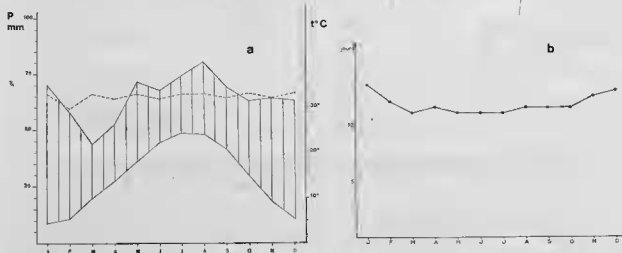


FIG. 5. — a : Diagramme ombrothermique de la station météorologique du Parc Montsouris pour la période 1931-1960 (en pointillé : fraction pluviométrique théorique) (d'après COÛTEAUX, 1975 a), b : pluviosité mensuelle moyenne pour la période 1931-1960 à la station météorologique du Parc Montsouris.

## 2) Données microclimatiques.

La station de la Forêt de Sénart dispose d'un matériel permettant un plus grand nombre de mesures qu'en Forêt de Meerdael.

— La température de l'air a été mesurée avec un thermographe Richard, celle du sol avec une trithermosonde à distance permettant l'enregistrement continu des températures à différentes profondeurs.

a) la température de l'air est mesurée sous abri et à 1 m 50 au-dessus du sol. La moyenne des maxima et des minima hebdomadaires a été représentée sur la fig. 6 a. Le minimum se situe en décembre 1968, le maximum en juillet-août 1969.

Le nombre de jours de gelée et le nombre de jours d'hiver sont inscrits au Tableau 4.

TABLEAU 4. — Nombre de jours de gelée et d'hiver. Température de l'air pendant l'hiver 1968-1969 en Forêt de Sénart.

	Nov.	Déc.	Jan.	Fév.	Mars	Avr.
jours de gelée	7	19	6	20	10	6
jours d'hiver	—	4	—	3	—	—
température moyenne de l'air	4°C	0°8C	4°0C	1°2C	6°5C	9°6C

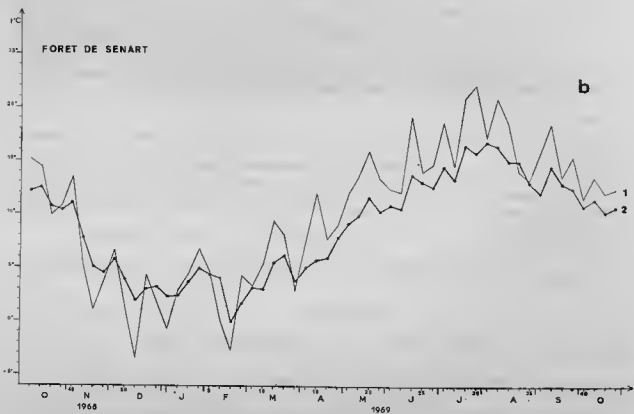
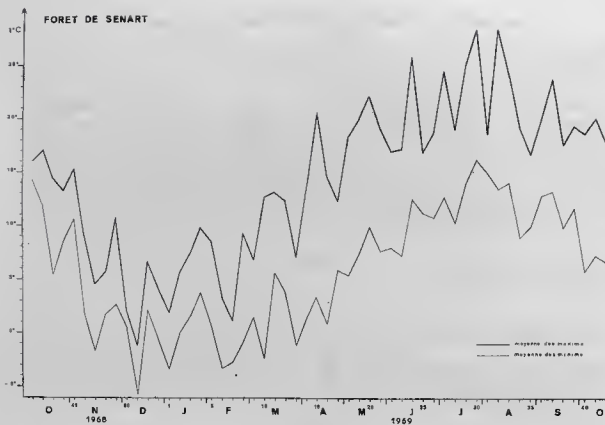


FIG. 6. — a : Températures maximales et minimales moyennes hebdomadaires en Forêt de Sénart, b : températures moyennes hebdomadaires de l'air (1) et du sol à — 5 cm (2) en Forêt de Sénart.

Les deux mois les plus froids sont les mois de décembre et de février. Janvier a été un peu plus doux mais les gelées se sont prolongées jusqu'en avril.

La température de l'air a été de 9,9 °C pour l'année étudiée.

b) la température du sol a été mesurée en surface, à — 5 cm et à — 10 cm. Ici nous ne tiendrons compte que des deux premières mesures. Nous verrons plus loin, en effet, que dans les niveaux profonds, il n'y a pas ou seulement très peu de *Thécamoebiens* vivants.

La température moyenne du sol à — 5 cm a été comparée à la température moyenne de l'air afin de mettre en évidence la période d'isothermie de l'air et du sol. On observe (fig. 6 b), comme on devait s'y attendre, que la courbe de température du sol est moins oscillante que celle de l'air. En effet, les deux courbes se croisent fréquemment pendant la période hivernale. Le premier signe d'isothermie se place à la fin du mois d'octobre et au début du mois de novembre, aux environs d'une température moyenne de 10°C.

Au début du mois d'avril, l'air s'échauffe plus rapidement que le sol, l'isothermie air-sol se situe pendant cette période aux environs d'une température moyenne de 3 à 5°C. Ces conditions sont, on le remarquera, assez comparables à ce qui se passe en Forêt de Meerdael.

Pour la faune, bien plus que les moyennes climatiques, c'est souvent les extrêmes qui influent sur le seuil de sensibilité biologique, aussi avons-nous jugé intéressant de représenter les maxima et les minima absolus (fig. 7 a).

La température moyenne annuelle du sol à 0 cm est de 8,9 °C, à — 5 cm, elle est de 8,7 °C. Le refroidissement du sol par rapport à l'air ambiant est comparable à celui de la Forêt de Meerdael.

L'amplitude thermique journalière moyenne, c'est-à-dire la différence entre le maximum moyen et le minimum moyen, offre une image particulière du climat. Sur 30 ans (1931-1960) au Parc Montsouris, l'amplitude thermique journalière de l'air pour chaque mois varie régulièrement avec un maximum en mai-juin et un minimum en décembre (fig. 7 b). La même observation faite en Forêt de Sénart sur la température de l'air, du sol en surface et à — 5 cm (fig. 12 a) donne un résultat un peu différent. Le plateau maximum de la courbe moyenne n'apparaît pas. Le maximum d'amplitude est en avril et, dans l'air, l'amplitude thermique subit quelques oscillations pendant les mois suivants.

Les courbes de 0 cm et — 5 cm montrent que les variations d'amplitude thermique journalière sont moins importantes à mesure qu'on atteint un niveau plus profond; en outre elles démontrent que les variations d'amplitude thermique de l'air trouvent leur écho atténué au sol pendant les périodes printanières. En été, les amplitudes thermiques du sol restent stables malgré les variations extérieures, ceci en raison du couvert végétal qui protège le sol de l'ensoleillement.

— l'humidité sera absorbée sous divers aspects : la pluviométrie, la pluviosité, l'évaporation, le niveau de la nappe phréatique, le déficit de saturation, l'humidité actuelle et le pF.

a) les précipitations hebdomadaires (fig. 8) de la station ont été mesurées à l'aide de deux pluviomètres. Le total annuel pour la période étudiée est de 432,4 mm, soit nettement inférieur à la moyenne annuelle calculée sur 30 ans au Parc Montsouris. Notons que les mesures de la Forêt de Sénart ont été faites sous couvert forestier. Nous ne disposons pas de mesures d'interception des précipitations dans des conditions comparables à celles de la Forêt de Sénart. Or, il appert qu'il y a des différences importantes entre les mesures faites par Schnock (1968) en Belgique et celles faites par Ettehad, Lossaint et Rapp (1973) à Montpellier dans deux stations de chênes verts (R.C.P. 40). Il est certain que la différence de climat et de couverture végétale sont les premiers facteurs à invoquer. Notons que dans les chênaies yeuses de Montpellier, l'interception est de 2 à 3 fois plus grande que dans les chênaies mélangées calcicoles de Virelles-Blaimont.

Les pluies sont réparties de manière assez uniforme sur toute l'année, les précipitations de l'automne 1968 sont cependant assez faibles.

b) l'évaporation (fig. 9) est minime pendant l'hiver. Elle commence à augmenter au mois de février pour atteindre un maximum au mois d'avril, après quoi elle reste très variable jusqu'à la fin de l'année.

c) le niveau de la nappe phréatique (fig. 10) a été étudié par Bachelier et Combeau (1971). Les mesures que nous présentons ici font suite à celles données par ces auteurs. Ainsi qu'ils le signalent, la remontée de la nappe est très tardive, en 1969, en raison de la pluviométrie faible de l'automne 1968. A partir de juin 1969, la nappe descend.

d) le déficit de saturation (fig. 11), assez stable pendant l'hiver, croît de mars à août tout en subissant d'importantes oscillations. L'allure de la courbe est très différente de celle d'Uccle. Le maximum est estival.

e) la moyenne annuelle d'humidité actuelle (tableau 3) en surface est équivalente à celle des stations belges (66,6 %). Le maximum se situe en décembre (147 %) et le minimum en septembre (11,5 %). L'écart moyen entre deux mesures hebdomadaires successives est de 16,4 % soit à peu près autant que dans la pessière. Cependant le coefficient de variation de cet écart est nettement inférieur (37,8 %). Ceci provient du fait qu'aucun cycle n'apparaît, les variations sont quasi aléatoires.

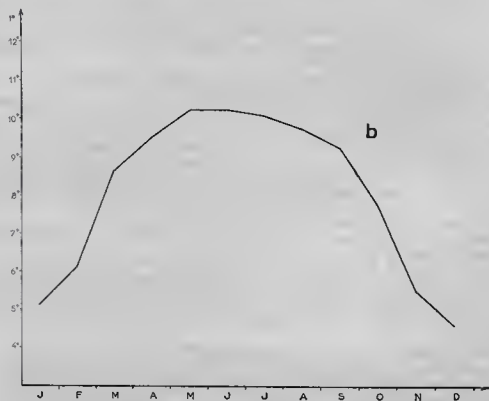
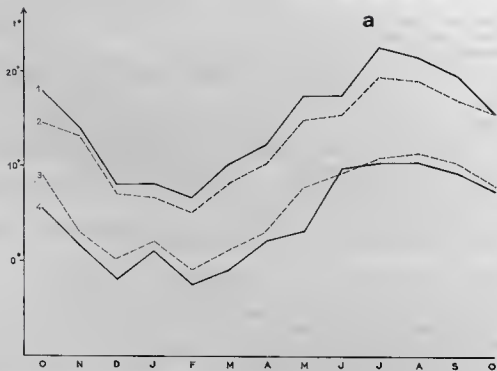


Fig. 7. — a : Températures mensuelles du sol en Forêt de Sénart. Maxima absolus à 0 cm (1), maxima absolus à — 5 cm (2), minima absolus à — 5 cm (3), minima absolus à 0 cm (4), b : moyennes mensuelles des amplitudes thermiques journalières de la station météorologique du Parc Montsouris pour la période 1931-1960.



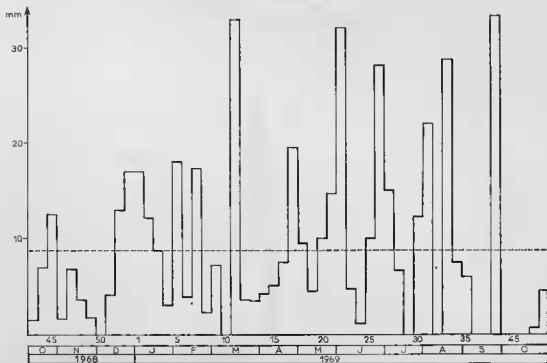


Fig. 8. — Pluviométrie hebdomadaire en Forêt de Sénart, sous futaie.

L'humidité actuelle (fig. 13) en surface (de 0 à — 2,5 cm) varie sans montrer ce cycle particulier. Les pF ont été mesurés par Vannier (1970) : entre 0 et — 5 cm, le pF 2,5 correspond à 38,2 % d'eau et le pF 4,2 à 23,9 % soit un peu plus que les deux stations de la Forêt de Meerdael. Ces deux seuils ont été notés sur la figure 13.

Pendant toute l'année, les variations d'humidité actuelle se situent au dessus de pF 2,5, c'est-à-dire de la capacité au champ. Les pores non capillaires dont le diamètre est compris entre 0,2 et 8  $\mu$  sont saturés. Il y a, en plus, de l'eau qui circule dans les pores plus grands. A la fin du mois de juillet, l'humidité actuelle décroît brusquement. Elle continue pendant les mois d'août et de septembre pour atteindre un minimum inférieur à pF 4,2, c'est-à-dire au point de flétrissement permanent en fin septembre. Dans les facteurs d'humidité évoqués précédemment ni les précipitations, ni l'évaporation ne permettent d'expliquer ce phénomène d'assèchement du sol. Le déficit de saturation est maximum au mois de juillet mais il décroît ensuite. Seule la descente de la nappe phréatique se fait simultanément.

La moyenne annuelle de l'humidité actuelle entre — 2,5 cm et — 5 cm (tableau 3) est nettement inférieure au niveau de surface (30,3 %). Le maximum, en décembre, est de 52 %, le minimum, en septembre, est de 12 %. L'écart moyen entre deux mesures hebdomadaires successives est de 7,8 %. Le coefficient de variation de cet écart est plus élevé. Il faut voir là, l'effet d'une moyenne plus basse que dans les autres stations et niveaux.

La variation annuelle suit la courbe de surface. On voit qu'elle se situe entre le pF 2,5 et le pF 4,2 pendant presque toute l'année et descend en dessous du point de flétrissement en même temps que s'amorce l'assèchement de la surface.

## CONCLUSIONS

Sur le plan régional, c'est la forêt de Meerdael et la Forêt de Sénart qu'il faut comparer et non les stations individuellement. Au besoin, les données de Uccle ou du Parc Montsouris sont des indications précieuses.

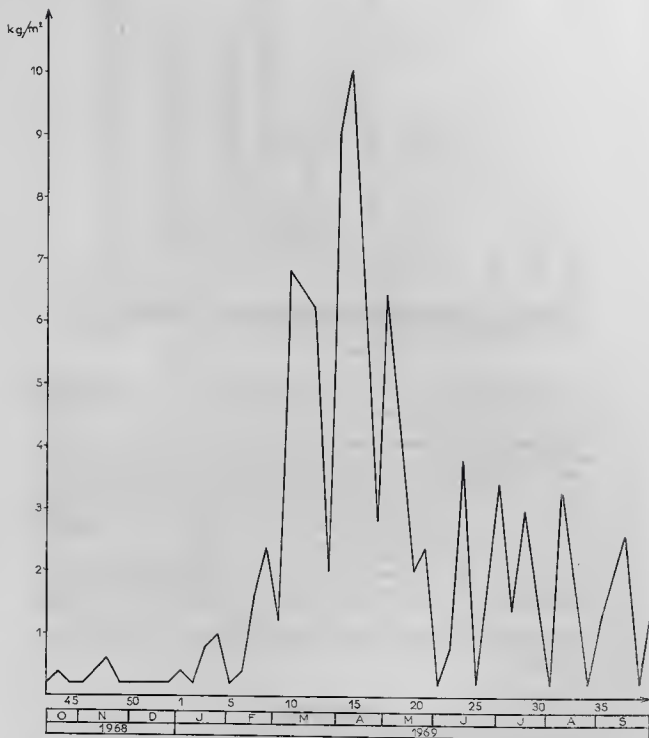


Fig. 9. — Évaporation hebdomadaire en Forêt de Sénart, sous futaie.

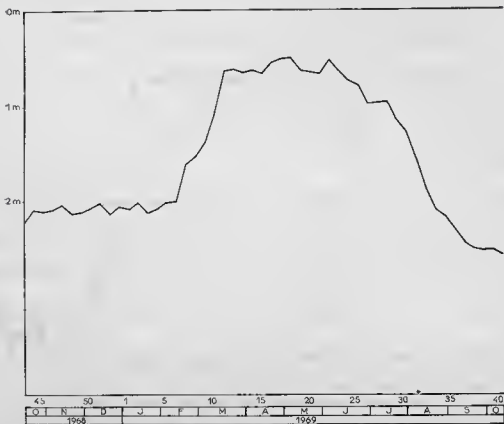


Fig. 10. — Niveau de la nappe phréatique en Forêt de Sénart (d'après COUPEAUX, 1975 a).

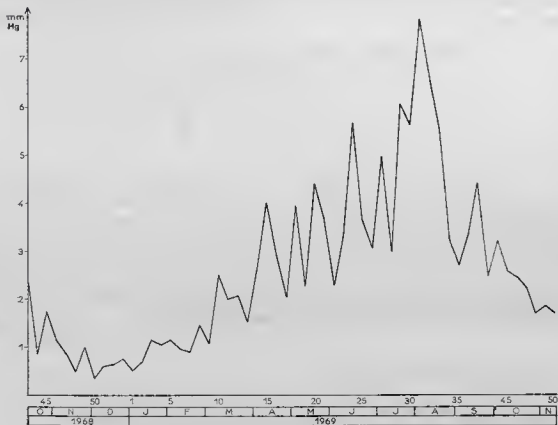


Fig. 11. — Déficit de saturation en Forêt de Sénart.

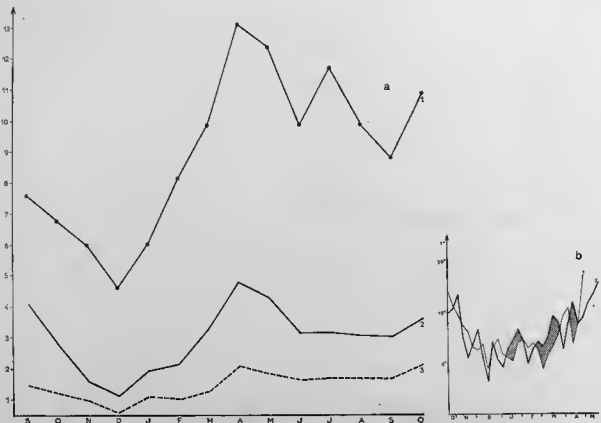


FIG. 12. — a : Moyennes mensuelles des amplitudes thermiques journalières de l'air (1), du sol à 0 cm (2), du sol à 5 cm (3), en Forêt de Sénart ; b : températures moyennes hebdomadaires de l'air à Uccle (1) et en Forêt de Sénart (2), les surfaces hachurées indiquent les périodes où les stations belges sont plus froides que la Forêt de Sénart.

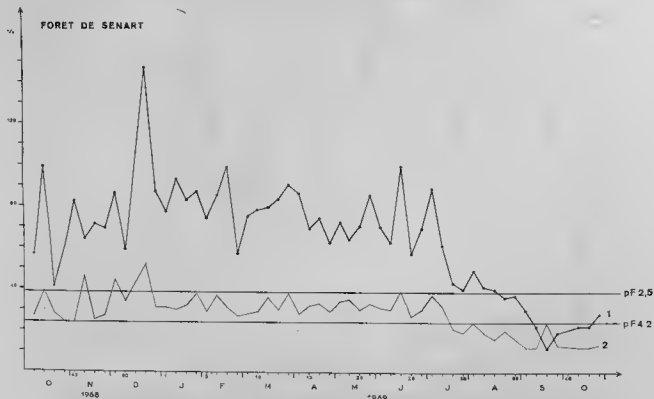


FIG. 13. — Humidités actuelles hebdomadaires en Forêt de Sénart, entre 0 et -2,5 cm (1) et entre -2,5 cm et -5 cm (2) avec indications des pF 2,5 et 4,2 pour le niveau supérieur (d'après COÛTEAUX, 1975 a)

TABLEAU 5. — Données récapitulatives de température et de pluviométrie.

	Uccle et Forêt de Meerdael	Parc Montsouris et Forêt de Sénart
Température moyenne sur 30 ans	9°9C	11°5C
Pluviométrie (moyenne annuelle sur 30 ans)	835 mm	619 mm
Température moyenne pour l'année étudiée	9°7C	9°9C
Température moyenne du sol 0 cm —5 cm	8°8C	8°9C 8°7C
Pluviométrie pour l'année étudiée	813,4 mm	432,4 mm

D'une manière générale, le climat parisien est plus chaud et plus sec que le climat belge. Pour l'année étudiée, cependant, la différence n'est pas importante en ce qui concerne la température. La hauteur des précipitations est, par contre, bien plus faible en Forêt de Sénart qu'à Uccle. (Tableau 5).

Il nous a paru intéressant de comparer la température moyenne hivernale d'Uccle 1967-1968 et celle de la Forêt de Sénart en 1968-1969 (fig. 12 b). Les périodes où la température d'Uccle est la plus basse sont plus longues que les autres. Ceci constitue un critère climatique important car on verra plus loin l'influence que joue la température sur certaines espèces.

Il est intéressant de comparer des mesures faites à la même époque dans diverses stations. Ceci a été fait pour l'humidité actuelle (Tableau 6).

TABLEAU 6. — Corrélations entre l'humidité actuelle des trois stations.

	A <sub>1</sub>	FS
FM	.701 ***	.352 *
A <sub>1</sub>		.263

\*\*\* Significatif au seuil de 99,9 %

\* Significatif au seuil de 95 %

La corrélation entre les deux stations de la Forêt de Meerdael est hautement significative, celle entre les deux chênaies est significative, alors que la corrélation entre la chênaie à molinie et la pessière ne l'est pas. Il est probable que la variabilité très grande dans la pessière amène cette station à différer considérablement de la Forêt de Sénart. Le cycle de celle-ci, il faut le souligner, est très affecté par une diminution considérable de la teneur en eau en automne 1969.

En conclusion, climatiquement, les deux stations de la Forêt de Meerdael sont très proches alors que la Forêt de Sénart présente des caractéristiques très différentes. Ceci expliquera les divergences que l'on observe dans les peuplements et les populations.



*DEUXIÈME PARTIE*

**ÉTHOLOGIE ET BIOLOGIE  
DES THÉCAMOEBIENS**





## I. — POSITION SYSTÉMATIQUE

Les Thécamoebiens figurent systématiquement dans le sous-phylum des *Sarcodina* Hertwig et Lesser, 1871, classe des *Rhizopodea* von Siebold, 1845. Nous nous référons ici à la révision systématique opérée par Loeblich et Tappan (1961) pour la classification supragénérique et la diagnose des classes, sous-classes, superfamilles et familles.

Selon Loeblich et Tappan (1961), les *Rhizopodea* sont des organismes unicellulaires. Leur état principal est amiboïde, non flagellé. Ils sont caractérisés par la présence de pseudopodes sans filament axial. La plupart ne sont pas parasites, ils n'ont pas de macronucléus, ils peuvent avoir des gamètes flagellés, plus rarement des gamètes amiboïdes.

Comme dans la classification de Deflandre (1953), les Thécamoebiens ne constituent pas un groupe systématique. On a l'habitude de les étudier ensemble parce que leur test leur donne une similitude morphologique qui permet d'utiliser la même technique d'investigation et aussi parce que leurs écologies les associent souvent dans les mêmes biotopes. En fait, ils ne constituent qu'une partie des trois sous-classes des Rhizopodes qui se distinguent par la nature protoplasmique des pseudopodes.

Cette analyse morphologique des pseudopodes en vue d'une classification avaient été préparée par de Saedeleer (1932). Celui-ci classe les pseudopodes en trois grands types : *lobosa*, *flosa*, et *granuloreticulosa* et bien que son travail ne porte que sur les Thécamoebiens, ce concept doit s'étendre à l'ensemble des Rhizopodes. Loeblich et Tappan reprennent cette notion avec une légère modification dans la nomenclature.

1) sous-classe *Lobosia* (Carpentier, Parker, et Jones, 1862)

Loeblich et Tappan, 1961.

Pseudopodes lobés, très rarement filiformes ou anastomosés, formes nues avec protoplasme différencié en endoplasme et ectoplasme, formes à coquille avec une fréquente différenciation zonale du protoplasme. Les mouvements protoplasmiques par flux de plasmasol sont causés par la pression différentielle due à la contraction du plasmagel cortical.

Dans cette sous-classe, nous ne retiendrons qu'un seul ordre, celui des *Arcellinida* Kent, 1880, avec un test ou une membrane externe rigide et avec une ouverture délimitée pour l'expansion des pseudopodes lobés. Cet ordre comprend essentiellement des familles de Thécamoebiens.

a) Superfamille des *Arcellacea* (Ehrenberg, 1843).

Loeblich et Tappan, 1961. Pseudopodes digitiformes non anastomosés.

— Famille des *Microcoryciidae* de Saedeleer, 1934.

Coquille membraneuse, en partie rigide, en partie semi-rigide, s'amincissant et devenant plus souple à proximité du pseudostome dont la forme est variable. Un ou plusieurs noyaux.

*Diplochlamsy fragilis* Penard, 1909.

*Diplochlamsy timida* Penard, 1909.

— Famille des *Arcellidae* Ehrenberg, 1843.

Test chitineux, rigide, à pseudostome ventral dont les bords sont toujours recourbés vers l'intérieur. Ordinairement avec deux noyaux ; beaucoup en ont plusieurs ; il n'y en a rarement qu'un seul.

*Arcella arenaria* Greeff, 1866.

*Arcella catinus* Penard, 1890.

— Famille des *Centropyxidae* Jung, 1942.

Test chitineux, agglomérant des matériaux étrangers ou avec un recouvrement silicieux, avec en général une symétrie bilatérale dorso-ventrale. Le pseudostome est ventral, excentrique, avec une visière. Un noyau.

*Bullinularia indica* (Penard, 1907) Deflandre, 1953.

*Centropyxis aerophila* Deflandre, 1929.

*Centropyxis aerophila* var. *sphagnicola* Deflandre, 1929.

*Centropyxis cordiformis* Coûteaux, 1969.

*Centropyxis deflandriana* Bonnet, 1959.

*Centropyxis deflandriana* var. *minima* Bonnet, 1959.

*Centropyxis gauthieri* Thomas, 1959.

*Centropyxis glabulosa* (Bonnet et Thomas, 1955) Bonnet et Thomas, 1960.

*Centropyxis minuta* Deflandre, 1929.

*Centropyxis orbicularis* Deflandre, 1929.

*Centropyxis plagiostoma* Bonnet et Thomas, 1955.

*Centropyxis plagiostoma* var. *terricola* Bonnet et Thomas, 1955.

*Centropyxis sylvatica* (Deflandre, 1929) Thomas, 1955.

*Centropyxis sylvatica* var. *minor* Bonnet et Thomas, 1955.

*Centropyxis vandeli* Bonnet, 1958.

*Centropyxis vandeli* var. *globulosa* Bonnet, 1958.

*Cyclopyxis ambigua* Bonnet et Thomas, 1960.

*Cyclopyxis eurystoma* Deflandre, 1929.

*Cyclopyxis kahli* Deflandre, 1929.

*Trigonopyxis arcuata* (Leidy, 1879) Penard, 1912.

— Famille des *Plagiopyxidae* Bonnet, 1959.

Test chitineux agglomérant des matériaux étrangers ou avec recouvrement silicieux, avec une symétrie bilatérale dorso-ventrale. Le pseudostome est ventral, excentrique, réduit à une fente étroite et présentant souvent une visière.

*Plagiopyxis bathystoma* Bonnet, 1961.

*Plagiopyxis callida* Penard, 1910.

*Plagiopyxis callida* var. *pusilla* Bonnet, 1961.

*Plagiopyxis declivis* Thomas, 1955.

*Plagiopyxis intermedia* Bonnet, 1969.

*Plagiopyxis labiata* Penard, 1910.

*Plagiopyxis minuta* Bonnet, 1969.

*Plagiopyxis oblonga* (Bonnet et Thomas, 1955) Bonnet et Thomas, 1960.

*Plagiopyxis penardi* Thomas, 1955.

— Famille des *Hyalospheniidae* Schulze, 1877.

Test chitineux, avec des plaques ou des écailles siliceuses, arrondies ou anguleuses avec parfois des particules étrangères en plus. Pseudostome ovale ou rond, un noyau.

*Heleopora petricola* var. *humicola* Bonnet et Thomas, 1955.

*Heleopora sylvatica* Renard, 1890.

*Hyalosphenia subflava* Cash, 1909.

*Nebela collaris* (Ehrenberg, 1848) Leidy, 1879.

*Nebela dentistoma* Penard, 1890.

*Nebela flabellulum* Leidy, 1879.

*Nebela lageniformis* Penard, 1890.

*Nebela tinia* Leidy, 1879.

b) Superfamille des *Cryptodifflugiacea* (Jung, 1942).

Loeblich et Tappan, 1961 : pseudopodes d'ectoplasme pointus bifurquant ou s'anastomosant.

— Famille des *Cryptodifflugiidae* Jung, 1942. Test chitineux.

*Difflugiella oviformis* (Penard, 1890) Bonnet et Thomas, 1955.

*Difflugiella oviformis* var. *fusca* Penard, 1890.

*Schoenbornia humicola* (Schönbohn, 1964) Decloître, 1964.

*Schoenbornia visicicola* Schönborn, 1964.

— Famille des *Phryganellidae* Jung, 1942. Test arénacé.

*Phryganella acropodia* (Hertwig et Lesser, 1874) Hopkinson, 1909.

*Phryganella acropodia* var. *penardi* Decloître, 1955.

*Phryganella paradoxa* Penard, 1902.

*Phryganella paradoxa* var. *alta* Bonnet et Thomas, 1960.

2) Sous-classe des *Filosia* (Leidy, 1879) Loeblich et Tappan, 1961. Pseudopodes filiformes, s'anastomosant.a) Superfamille des *Euglyphacea* (Wallich, 1864).

Loeblich et Tappan, 1961.

Test composé d'écailles siliceuses de forme variable.

— Famille des *Euglyphidae* Wallich, 1864.

Test hyalin, symétrique, allongé, composé d'écailles siliceuses arrondies, pseudostome circulaire à ovale, un noyau.

*Assulina muscarum* Greeff, 1888.

*Assulina seminulum* (Ehrenberg, 1848) Leidy, 1879.

*Corythion delamarei* Bonnet et Thomas, 1960.

*Corythion dubium* Taranek, 1881.

*Corythion dubium* var. *aerophila* Decloître, 1950.

*Corythion dubium* var. *gigas* Thomas, 1953.

*Corythion dubium* var. *orbicularis* Penard, 1890.

*Corythion pulchellum* Penard, 1890.

*Euglypha anodonta* Bonnet, 1960.

*Euglypha ciliata* (Ehrenberg, 1948) Leidy, 1878.

*Euglypha ciliata* f. *glabra* Wailes, 1915.

*Euglypha compressa* Carter, 1884.

*Euglypha compressa* f. *glabra* Wailes, 1915.

*Euglypha cuspidata* Bonnet, 1959.

*Euglypha denticulata* Brown, 1912.

*Euglypha dolioliformis* Bonnet, 1959.

*Euglypha laevis* (Ehrenberg, 1845) Perty, 1849.

*Euglypha laevis* var. *lanceolata* Playfair, 1917.

*Euglypha laevis* var. *minor* Penard, 1880.

*Euglypha polytepis* (Bonnet, 1963) Bonnet et Thomas, 1960.

*Euglypha rotunda* Wailes et Penard, 1911.

*Euglypha strigosa* (Ehrenberg, 1848) Leidy, 1878.

*Euglypha strigosa* f. *glabra* Wailes, 1915.

*Euglypha tuberculata* Dujardin, 1841.

*Tracheleuglypha acolla* Bonnet et Thomas, 1955.

*Tracheleuglypha acolla* var. *aspera* Bonnet et Thomas, 1955.

*Trinema complanatum* var. *aerophila* (Decloître, 1960) Bonnet et Thomas, 1960.

*Trinema enchelys* (Ehrenberg, 1838) Leidy, 1873.

*Trinema galeata* (Penard, 1890) Jung, 1942.

*Trinema grandis* (Chardez, 1960) Golemsky, 1963.

*Trinema lineare* Penard, 1890.

b) Superfamille des *Gromiacea* (Rüess, 1862) Loeblich et Tappan, 1961.

Test chitineux, sans écailles ou plaques siliceuses distinctes mais avec habituellement des particules étrangères.

— Famille des *Gromiidae* Reuss, 1862.

Test chitineux, rigide ou légèrement souple sans plaques ou écailles distinctes mais avec quelques éléments siliceux et habituellement des particules étrangères.

*Pseudodiffugia gracilis* var. *terricola* Bonnet et Thomas, 1960.

*Pseudodiffugia moderi* Coûteaux, 1972.

*Pseudodiffugia senartensis* Coûteaux, 1972.

*Incertae sedis.*

*Euglyphidion enigmaticum* Bonnet, 1961.

### 3) Sous-classe des *Granuloreticulosia* (de Saeleer, 1934) Loeblich et Tappan, 1961.

Cette sous-classe ne contient aucune famille de Thécamoébiens. On voit que les *Phryganellidae* ont été classées dans les *Lobosia*.

La famille des *Plagiopyxidae* n'est pas citée dans la sous-classe des *Lobosia* telle que l'ont conçue Loeblich et Tappan (1961), en raison sans doute de la ressemblance morphologique du genre *Plagiopyxis* et du genre *Centropyxis* (particulièrement ceux du sol qui ne présentent pas d'appendices). Cette famille avait pourtant été créée par Bonnet (1959). Elle trouve toute sa justification ici, dans une analyse des Thécamoébiens du sol. C'est pourquoi elle figure dans cette classification. La forme des pseudopodes a servi de base à la classification des Thécamoébiens. Cependant les observations faites par Bonnet (1964) montrent que cette base formelle ne correspond pas à une réalité stable. On peut voir la même espèce former tantôt des filopodes, tantôt des lobopodes (*Trinema enchelys*). D'autre part, si les sous-classes sont basées sur la forme des pseudopodes le reste de la classification est basée sur le test.

Malgré la révision systématique du groupe, il n'en reste pas moins vrai qu'une classification d'après la structure et la forme de la coque, qui n'est en fait que la partie non-vivante de l'animal, ne peut nous satisfaire et qu'elle n'est qu'un pis-aller permettant à l'écologiste d'ordonner plus ou moins les espèces qu'il rencontre et de les baptiser. L'étude de l'amibe elle-même s'avère difficile. En fait d'études ultrastructurales cytoplasmiques et nucléaires on ne connaît que les travaux de Joyon et Charret (1962) sur *Hyalosphenia papilio*, les travaux de Charret et Vivier (1964) et de Charret (1967) sur *Arcella polypora*. La coque représente un handicap important pour l'étude morphologique de la cellule des Thécamoébiens.

Le groupe des Thécamoébiens est hétérogène et polyphylétique. Il s'agit en fait essentiellement d'une fraction des sous-classes des *Lobosia* et des *Filosia*.

## II. — MORPHOLOGIE DE LA THEQUE

Les Thécamoébiens comme tous les Protozoaires sont des organismes aquatiques. Leur survie dépend donc de la présence de l'eau à l'état liquide. C'est la raison pour laquelle on trouve un très grand nombre d'espèces dans les milieux d'eaux douces et, bien que les recensements faunistiques des eaux douces d'Europe aient été commencés dès 1815 par Leclerc, les auteurs qui explorent aujourd'hui ces biotopes (MORACZEWSKI, 1961 à 1967, par exemple) trouvent encore de nouvelles espèces.

Dans les sols il n'est pas rare d'en rencontrer si on varie les investigations selon les types de sol. Nous-même, nous en avons trouvé trois : l'une dans la chênaie à luzule de la Forêt de Meerdael (*Centropyxis cordiformis* Coûteaux, 1969), les deux autres en Forêt de Sénart (*Pseudodiffugia moderi* Coûteaux, 1972, *Pseudodiffugia senartensis* Coûteaux, 1972).

D'une manière générale, le Thécamoébien édaphique diffère manifestement du Thécamoébien aquatique. Le Thécamoébien aquatique est généralement grand, le pseudostome largement ouvert, souvent apical (*Arcella*, *Diffugia*, *Nebela* etc...), parfois le col est un peu recourbé (*Cyphoderia*, *Lesquerusia* etc...), parfois le pseudostome est excentrique sur la face ventrale (*Centropyxis*). Beaucoup

d'espèces aquatiques possèdent des appendices divers : cornes, épines etc... Ces caractéristiques sont le plus souvent absentes chez les Thécamoebiens du sol. Dans les paragraphes qui vont suivre, nous allons étudier quelques adaptations morphologiques à la vie édaphique.

#### 1) La taille.

Les espèces édaphiques sont, en général, petites. La plus grande que nous ayons rencontrée est *Bullinularia indica* dont le grand axe mesure environ 170  $\mu$  mais cette espèce est très rare et la plupart des grandes espèces rencontrées mesurent environ 120  $\mu$ . Les très petites sont très fréquentes et le plus grand axe atteint à peine 20  $\mu$ .

TABLEAU 7. — Moyenne, médiane et mode de la taille des Thécamoebiens dans les stations étudiées.

	FM	A <sub>1</sub>	FS
Moyenne	42 $\mu$	31 $\mu$	41 $\mu$
Médiane	50 $\mu$	75 $\mu$	50 $\mu$
Mode	30 $\mu$	30 $\mu$	40 $\mu$

Quelques paramètres concernant la taille des Thécamoebiens ont été réunis au Tableau 7. Ces estimations ont été faites sur la taille moyenne des espèces, taille qui a été signalée dans la littérature et particulièrement par Bonnet et Thomas (1960). Ces résultats correspondent bien avec ceux obtenus par Thomas (1961). Certaines espèces, ainsi que nous le verrons plus loin, présentent des populations appartenant manifestement à une espèce décrite mais dont la taille est différente. Comme nous répugnions à multiplier les variétés *minor*, *minima*, *major* et *maxima* sans savoir s'il ne s'agit pas d'un moment du cycle de l'espèce, nous avons simplement signalé les petites et les grandes formes et dans le calcul des moyennes, nous en avons tenu compte.

Il apparaît que dans les deux chénaies, les moyennes sont égales ; dans la pessière, la dominance d'*Euglyphidion enigmaticum* l'abaisse notablement. Il faut noter qu'en tout état de cause, ces moyennes très faibles sont caractéristiques des peuplements édaphiques (BONNET, 1964).

Quelques histogrammes de fréquences montrent la forme de la distribution des tailles dans les biotopes étudiés. Sur la figure 14 a, les trois biotopes sont inclus et l'histogramme est construit sur le nombre d'espèces appartenant à chaque classe de taille. Nous n'avons pas jugé utile de calculer le degré d'asymétrie de la distribution, visible sur la figure.

D'autres histogrammes (fig. 14 b, c et d) représentent le nombre d'individus par mg de sol sec dont les différentes classes de tailles et dans chacune des stations. On voit toujours le même type d'asymétrie mais la kurtosis ou l'aplatissement de l'histogramme de la pessière est très faible.

En conclusion, les peuplements étudiés sont tous de petite taille. La distribution des tailles des deux chénaies est assez comparable. La pessière se différencie par une taille moyenne plus faible, une asymétrie plus grande et une kurtosis très faible. Nous verrons que c'est à *Euglyphidion enigmaticum* qu'il faut attribuer la responsabilité de cette différence.

Outre la classe modale qui est celle de 30 ou 40  $\mu$  selon les cas, une classe se distingue des autres dans les trois stations, c'est celle de 70  $\mu$ . Alors que les individus les plus petits appartiennent en général à des espèces dont le pseudostome est apical, chez les espèces de plus grande taille, le pseudostome est souvent étroit ou dissimulé.

#### 2) Adaptations morphologiques à la vie édaphique.

Outre la taille réduite favorisant l'utilisation de l'eau sous faible pellicule, d'autres aspects morphologiques caractérisent les Thécamoebiens édaphiques. Ainsi, les coques ne sont munies d'appendices, de cornes. On trouve quelques espèces à épines (*Euglypha ciliata* par exemple mais le plus sou-

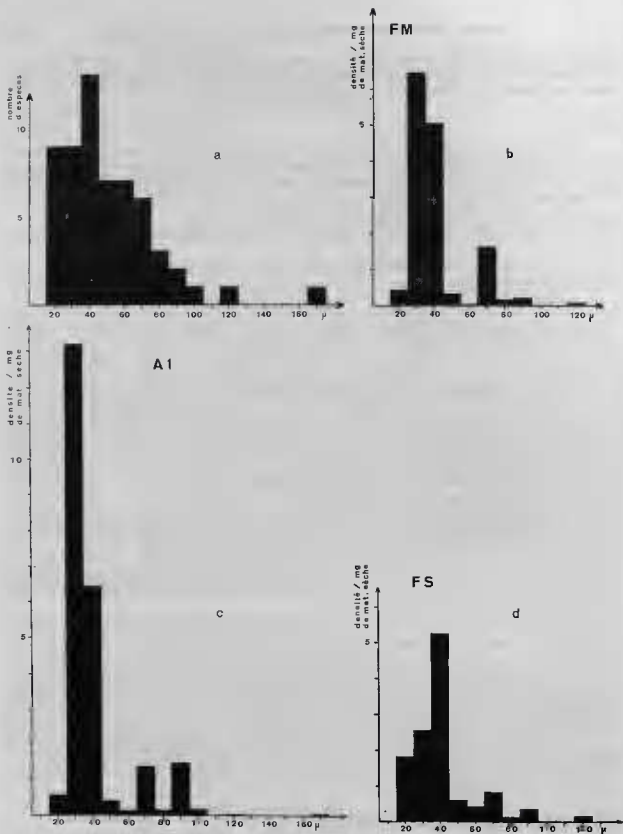


FIG. 14. — a : Histogramme des tailles dans les trois stations, en abscisses : le plus grand axe, en ordonnées : le nombre d'espèces, b : histogramme des tailles dans la chênaie à luzule, en abscisses : le plus grand axe, en ordonnées : le nombre d'individus par mg de sol sec, c : histogramme des tailles dans la pessière, en abscisses : le plus grand axe, en ordonnées : le nombre d'individus par mg de sol sec, d : histogramme des tailles dans la chênaie à molinie, en abscisses : le plus grand axe, en ordonnées : le nombre d'individus par mg de sol sec (d'après COÛTEAUX, 1975 b).

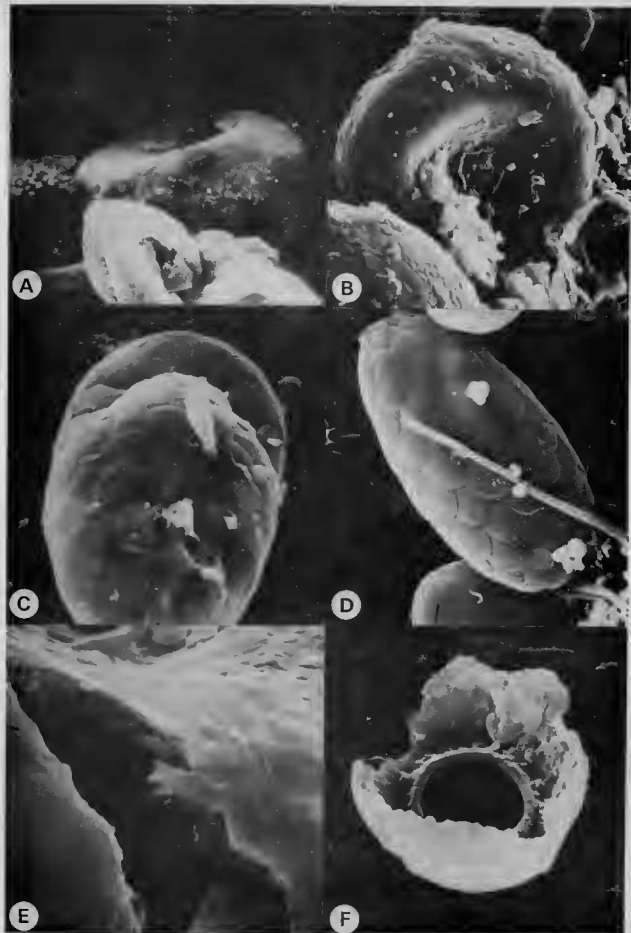


FIG. 15. — a : *Plagiopyxis dechivis* ( $\times 700$ ), b : *Trigonopyxis arcuata* avec un épiphragme ( $\times 735$ ), c : *Trinena complanatum* ( $\times 3500$ ); d : *Tracheloglyphia acolla* ( $\times 1,550$ ), e : *Trigonopyxis arcuata* ( $\times 3765$ ), revêtement, f : *Phryganella acropodie*, vue interne ( $\times 1470$ ).



vent, elle est représentée par sa forme glabre). Cette adaptation s'explique par l'exiguïté de l'espace qui est offert. Toute protubérance s'avère gênante et inutile.

L'adaptation la plus sensationnelle est sans doute celle du pseudostome et de la sole ventrale (face ventrale aplatie ou déprimée). Elle a été minutieusement décrite par Bonnet (1964), aussi pensons-nous qu'il n'est pas nécessaire d'y revenir dans le détail. Rappelons simplement que les espèces les plus exclusivement édaphiques présentent soit un pseudostome caché par une sorte d'antichambre (dans le genre *Centropyxis* ou *Paracentropyxis*), soit un pseudostome très étroit (dans le genre *Plagiopyxis*) (fig. 15 a).

Bonnet (1964 et 1970) établit une classification des principaux types de test. Il avait mis ainsi en évidence les caractères morphologiques des peuplements selon les biotopes. Voici les différents types connus :

- 1) le type *Arcella* : cfr genre *Arcella* ;
- 2) le type acrostome : à pseudostome terminal ;
- 3) le type axial à sole : à symétrie axiale et sole ventrale ;
- 4) type à pseudostome tubulaire : apparenté au type axial à sole mais l'invagination pseudostomienne est très profonde et tubulaire ;
- 5) le type diplostome, mis en évidence par Bonnet (1970) : « Thèque à sole ventrale et à symétrie bilatérale masquée. Région pseudostomienne caractérisée par la présence d'un diaphragme obturant en partie l'invagination buccale, dissimulant le pseudostome et ne laissant subsister que deux ouvertures réniformes. Thèque à deux chambres (panse et vestibule) ;
- 6) le type plagiostome : à pseudostome excentré et sole ventrale ;
- 7) le type plagiostome à visière : la thèque est divisée en deux chambres ; la panse où se trouve l'amibe et un vestibule assez largement ouvert sur le milieu par le pseudostome. Les deux chambres sont en communication par un pore ;
- 8) le type cryptostome : à pseudostome réduit à une fente ;
- 9) le type cryptostome à visière : comme le type plagiostome à visière, la thèque est divisée en deux chambres communiquant par un pore. Le pseudostome est réduit à une fente.

L'histogramme des fréquences de ces types est assez comparable dans les trois biotopes (fig. 16 a, b et c). Il s'agit d'une distribution édaphique typique où tous les types sont représentés sauf *Arcella* et où le type acrostome domine.

Si le type acrostome est le plus important, les espèces qui le représentent dans le sol sont très petites, certaines sont aplaties latéralement, beaucoup comme les *Euglypha*, font partie du groupe des *Filosia* et leurs pseudopodes filiformes n'ont pas besoin d'une grande quantité d'eau. Les espèces plus grandes présentent les adaptations édaphiques du pseudostome et de la sole ventrale.

Bonnet (1964) et Schönborn (1964) font remarquer en outre que les espèces édaphiques sont souvent aplaties. C'est un caractère que nous avons déjà souligné dans un travail antérieur (CÔTEAUX, 1972 a). Nous avons d'ailleurs remarqué à cette occasion que l'aplatissement était plus évident dans la couche d'humus que dans la lièrre proprement dite. Ceci est bien en relation avec la réduction de l'espace vital au niveau de l'humus.

Il apparaît donc que sur le plan morphologique de la thèque, les Thécamoebiens du sol présentent des aspects particuliers répondant à des adaptations diverses à la vie édaphique. La place disponible est réduite, les déplacements difficiles, d'autre part les supports de fixation sont nombreux. On peut expliquer ainsi la petite taille, l'absence d'appendices. La sole ventrale de certaines espèces est à mettre en rapport avec le type d'émission pseudopodique qui est particulier aux espèces édaphiques (voir 2<sup>e</sup> partie, ch. III).

La dissimulation du pseudostome et l'étroitesse de son ouverture correspondent à une économie en eau très parcimonieuse. De plus, dès que les conditions extérieures sont difficiles à vivre, un épiphragme construit par l'amibe peut fermer l'ouverture (fig. 15 b).

Le Thécamoebien édaphique est donc, par tous ces caractères, adaptés à la vie dans les sols.



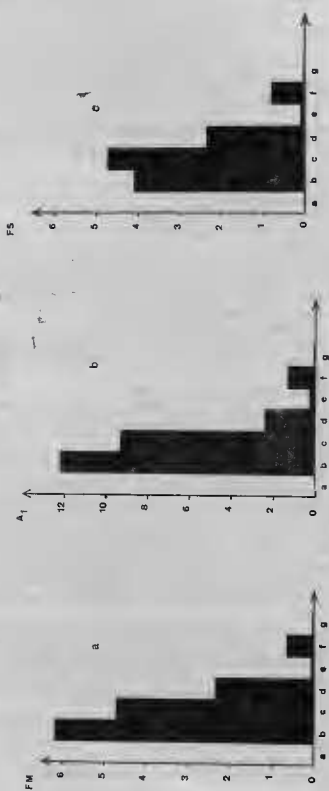


FIG. 16. — Histogrammes des types morphologiques a : dans la chénote à l'ovule, b : dans la psésière, c : dans la chénote à molinie. En abscisses : a, le type *Arcella*; b, le type acrostone; c, le type axial à sole; d, le type plagiostome simple; e, le type plagiostome à visière; f, le type cryptostome; g, le type cryptostome à visière. En ordonnées : le nombre d'individus par mg de sol sec.

### 3) Morphologie de la thèque.

On connaît les deux grands types de revêtements chez les Thécamoebiens : les revêtements endogènes formés d'écaillés de taille et de forme caractéristique de l'espèce (fig. 15 c et d) et les vêtements d'origine exogène de structure irrégulière et variable d'un individu à l'autre. La microscopie à balayage pourra sans nul doute nous apporter des informations nouvelles sur ces revêtements (fig. 15 e et f) sur leur épaisseur et sur la morphologie des bordures pseudostomiennes.

Les photos que nous avons reproduites ici ont été faites au Laboratoire d'Écologie Générale de Brunoy.

## III — BIOLOGIE DES THÉCAMOEBIENS

On est souvent tenté de se limiter, dans l'étude des Thécamoebiens, à ce qui est le plus apparent, c'est-à-dire la thèque. Si, chez beaucoup d'espèce, sa morphologie témoigne d'une adaptation édaphique, on verra que la cellule elle-même présente des aspects répondant à cette adaptation.

Nous décrivons successivement les caractéristiques générales du cytoplasme, des pseudopodes et, par là, de la locomotion, de la reproduction, de la durée de vie et de l'enkystement aussi bien que du problème nutritionnel.

### 1) Le cytoplasme.

Au repos, le cytoplasme est dans la thèque. Il y est maintenu en général au fond par des filaments cytoplasmiques : les épipodes. Par la microscopie optique, divers auteurs ont décrit le ou les noyaux ainsi que les inclusions cytoplasmiques, les vacuoles et, ceci, selon les espèces. On ne connaît pas les caractéristiques cytoplasmiques de toutes les espèces car beaucoup ont été créées sur la base de théques vides. Aujourd'hui, la microscopie électronique devrait nous donner des informations nouvelles sur l'ultrastructure des Thécamoebiens. Joyon et Charret (1962), Charret (1967) et Charret et Vivier (1964) ont tenté cette étude sur *Hyalosphenia papilio* et *Arcella polypora* et les descriptions d'inclusions cytoplasmiques présentent un intérêt tout particulier mais ces auteurs restent les seuls, à ce jour, à avoir abordé un tel travail.

### 2) Les pseudopodes.

Étant donné leur importance dans la classification, les pseudopodes ont fait l'objet dans la littérature de fréquentes discussions au sujet de leur forme. Chez les espèces édaphiques, ils présentent des formes d'adaptation permettant l'utilisation de l'eau sous des formes très pelliculaires.

Outre les endolobopodes (formés d'endoplasme recouverts d'ectoplasme) et les exolobopodes (formés uniquement d'ectoplasme) des espèces de la sous-classe des *Lobosia* et les filopodes (filiformes formés d'ectoplasme) de la sous-classe des *Filosia* que l'on trouve dans tous les biotopes, il existe une forme d'émission typiquement édaphique et que Bonnet (1959) a appelé : la lame ventrale. C'est chez les espèces à sole ventrale, c'est-à-dire dont la thèque présente une face ventrale plane ou légèrement déprimée que la lame ventrale apparaît. Il s'agit d'un étalement de cytoplasme à partir du pseudostome et qui occupe toute la surface de la sole ventrale, la débordant plus ou moins. Bonnet (1964) montre que l'émission de la lame ventrale n'est pas liée à la présence d'un support sur lequel elle s'évaserait. Cependant, elle peut assurer le déplacement de l'animal quand celui-ci est fixé à un substrat. On observe alors un glissement très lent, de l'ordre de  $4 \mu$  à la minute chez *Plogiopyxis minuta* (BONNET, 1964). Ce mode d'extrusion du cytoplasme permet au Thécamoebien d'utiliser l'eau sous forme de pellicules très minces.

Le déplacement dans les sols est, certes, très limité par les obstacles naturels. L'espace dont dispose l'animal paraît assez réduit, à moins que qu'il ne soit à même de briser la structure du sol pour circuler d'un pore à l'autre. On peut se demander ce qui se passe, en effet, quand la population est en expansion. Si, comme le disent Dommergues et Mangenot (1970), il existe des empêchements

mécaniques à l'attaque de la matière organique par les microorganismes ou à la sporulation des ébampignons, s'il en existe pour le déplacement des Nématodes, on peut imaginer que les Thécamoebiens, étant munis d'une thèque rigide, ne se trouvent pas favorisés. Sont-ils contraints à rester dans un espace vital très étroit et forcés ainsi à se contenter de la nourriture qui est sur place ou sont-ils capables d'avancer à travers le sol, à la manière lente et puissante d'un bulldozer en brisant la structure du sol ? Dans ce dernier cas, qui n'est pas impossible, les Thécamoebiens pourraient jouer un rôle dans le mélange mécanique de la matière organique, ce qui offrirait à la microflore de nouvelles surfaces d'attaque. Il faut reconnaître qu'en tout état de cause, cette action ne peut être que réduite.

On sait peu de choses sur la reproduction mais il est certain que si un individu se multiplie, il faut de l'espace pour les cellules-filles, que la reproduction se fasse par bipartition ou par un stade d'enkystement. Bien que la reproduction n'ait pas sa place dans ce paragraphe, il est bon de souligner son importance dans le problème de l'espace vital.

Les études sur la forme des pseudopodes ont été faites en milieu liquide. Dans ces conditions, l'émission pseudopodique se trouve libérée des contraintes dues à l'exiguïté de l'espace et à l'eau disponible sous forme pelliculaire. La progression se fait d'une manière plus rapide car à partir de la sole ventrale, un lobe est émis et se dirige dans la direction du déplacement. Quand l'animal change de direction, il émet un second lobe pendant que le premier se résorbe. L'allure du déplacement ressemble à une reptation. Les *Filosia* par contre, se déplacent assez rapidement ainsi que les *Lobosia* acrostomes. Les premiers émettent des filopodes successifs qui se fixent sur le substrat, leur progression ressemble plus à la marche qu'à la reptation, la thèque est maintenue verticalement sur les filopodes. Les seconds procèdent de la même manière mais sur des lobe-podes.

En conclusion, les espèces édaphiques présentent une adaptation très caractéristique des pseudopodes à la vie tellurique : la sole ventrale. Il est difficile, cependant, de connaître avec exactitude leur mode de déplacement *in situ*.

### 3) La reproduction et l'enkystement.

Dans le domaine de la reproduction des Thécamoebiens édaphiques, les indications dont nous disposons sont tellement fragmentaires qu'on en est réduit aux hypothèses. On est, en effet, très handicapé pour une telle étude car les conditions de vie édaphique sont particulières et il est difficile de les reproduire en culture. Ce sont les indices offerts au hasard de l'observation des Thécamoebiens dans leur milieu et à un moment précis que nous allons donner ici puisque le fil d'Ariane qui conduit de la mère à la fille ne nous est pas encore connu.

Il n'existe pas, par ailleurs, de schéma général car chaque espèce présente ses particularités. Nous savons (DEFLANDRE, 1953) qu'on trouve chez les Thécamoebiens les trois types de mitoses : promitose, mésomitose et métamitose. Des phénomènes d'exuviation ont été observés (CHARRET, 1962 et 1964), mais ils ne sont pas nécessairement en rapport avec la reproduction.

Sans doute a-t-on observé des indices de sexualité, des conjugaisons chez certaines espèces. On rencontre parfois des individus accolés bouche à bouche. Chez *Centropyxis sylvatica* et *Trinema complanatum*, ils sont en position tête-bêche. La position bouche à bouche a été observée également chez *Phryganella acropodia* var. *penardi*. Mais dans aucun des cas, nous n'avons pu voir le cytoplasme. Il s'agissait de théques vides.

Les kystes sont fréquents. Quand ils sont multiples, on pense qu'ils sont liés à la reproduction. Il faut remarquer que la même espèce peut présenter plusieurs formes de kystes multiples.

#### *Centropyxis aerophila* var. *sphagnicola*.

Nous connaissons, pour cette espèce, trois types de kystes :

*Type a* : Kystes bruns (fig. 17 a) assez foncés, bordés par une membrane simple. Nous avons trouvé trois kystes dans la thèque.

*Type b* : Kystes étoilés (fig. 17 b) avec un cytoplasme à inclusions granuleuses et à parois très caractéristiques. Le contour est polyédrique. Il y a deux membranes : l'interne est appliquée à la surface du cytoplasme, l'externe, très lâche, flotte autour de digitations ectoplasmiques qui donnent

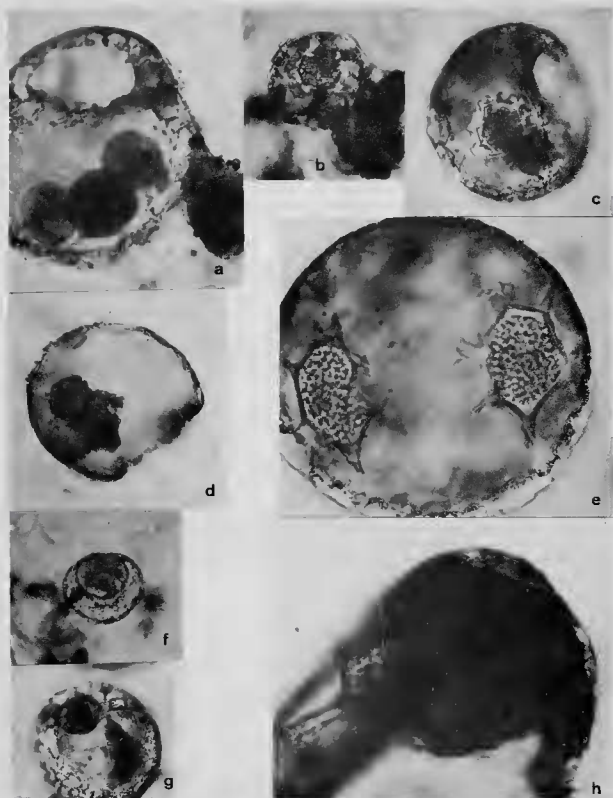


FIG. 17. — a et b : *Centropyxis aerophila* var. *sphagnicola* (a :  $\times 580$  ; b :  $\times 270$ ). c : *Centropyxis sylvatica* (c :  $\times 430$ ), d : *Phryganella paradoxa* ( $\times 1100$ ), e : *Plagiopyxis declivis* (e :  $\times 1100$ ), f : *Phryganella cecropia* ( $\times 430$ ), g : *Plagiopyxis declivis* ( $\times 430$ ), h : *Trigonopyxis arcula* ( $\times 1100$ ).

une allure étoilée au kyste. Ce type de kyste fait penser aux kystes du genre *Acanthamoeba* (Pussard, 1964 a et b et 1966). Cependant, Pussard considère ces kystes comme des formes de résistance. Nous serions tentée d'y voir des formes de reproduction car ils sont par paires, dans toutes les espèces où on les rencontre.

#### *Centropyxis sylvatica.*

Type b : les kystes sont assez comparables (fig. 17 c) à ceux de *Centropyxis aerophila* var. *sphagnicola* mais leur taille est légèrement supérieure, comme si elle était proportionnelle à la taille de la thèque.

#### *Phryganella paradoxa.*

Type d : les kystes sont sphériques, assez fonceés, au nombre de 4. La paroi est double, la membrane interne est mince, l'externe épaisse et granuleuse. Le cytoplasme est finement granuleux (fig. 17 d).

#### *Plagiopyxis declivis.*

Type c : comme chez *Centropyxis aerophila* var. *sphagnicola*, ces kystes sont au nombre de deux. (fig. 17 e).

La multiplicité des formes kystiques rend difficile la formulation d'hypothèses sur le mode de reproduction. Bonnet (1964) avait imaginé, sur la base de variétés plus petites que le type, que la petite forme serait issue d'une méiose, serait ainsi haploïde et qu'une conjugaison entre ces petits individus donnerait naissance à des individus diploïdes de grande taille. Cette hypothèse, bien que très plausible, n'a pas trouvé sa vérification dans les faits. Aussi faut-il attendre d'autres observations pour pouvoir trouver l'explication définitive de la reproduction chez les Thécamoebiens.

#### 4) Enkystement de résistance.

A côté des formes reproductives, il existe une autre forme de kystes. C'est celle que forme le Thécamoebien quand les conditions de vie lui deviennent défavorables. Le kyste formé alors est souvent grand. Sa formation est souvent précédée de celle d'un prékyste à paroi simple mais à activité cytoplasmique ralentie. Souvent seule le prékyste est nécessaire pour passer le cap d'inconfort et si les conditions se radouissent, l'animal peut reprendre sa phase trophique. Si au contraire, les conditions difficiles persistent, l'animal forme un kyste plus résistant, la paroi s'apaisit, devient double et le cytoplasme s'assombrit. Le Thécamoebien peut rester sous cette forme pendant des périodes très longues. Souvent la formation du kyste de longue durée s'accompagne de la formation d'un épiphragme (fig. 17 f, g et h).

#### 5) Durée de vie.

Chez les Thécamoebiens, la durée de vie d'une génération est longue si on la compare à celle des autres Protozoaires. Heal (1964 b), d'après des observations sur culture en laboratoire, estime cette durée à 8 jours.

Lousier (1973) a calculé cette durée sur des données de densités recueillies en nature par la technique que nous avons décrite (COÛTEAUX, 1967) et que nous résumerons plus loin. D'après cet auteur et pour les biotopes étudiés, la durée des générations est comprise entre 6,1 et 10,9 jours. Ceci concorde bien avec les résultats de Heal.

#### 6) Nutrition.

D'après Deflandre (1953) « rien de particulier ne sépare les Thécamoebiens des Gymnamoebiens dans le mécanisme de la nutrition ». On les suppose principalement prédateurs de Bactéries mais il est probable qu'ils puissent se nourrir de bien d'autres choses. Dans les biotopes que nous étudions, les possibilités nutritionnelles sont limitées à la flore qui s'y développe.

Il y a certes des Thécamoebiens qui se nourrissent de débris végétaux en cours de décomposition principalement dans les milieux étudiés où l'humidification est lente. C'est ainsi que nous avons trouvé des éléments de l'humus dans la thèque de *Trigonopyxis arcuata* par exemple et dans la thèque d'espèces qui ne sont pas exclusivement humicoles mais qui, à l'occasion de leur installation dans l'humus, ingèrent de petits fragments organiques d'origine végétale.

On connaît aussi quelques exemples de cannibalisme chez les *Nebelidae* mais ceux-ci sont assez peu représentés, on le verra plus loin, dans les trois biotopes étudiés.

La part la plus importante d'éléments nutritifs provient sans aucun doute de la microflore. Cependant, les biotopes qui nous occupent sont des *mors*, c'est-à-dire des milieux où le cycle du carbone est à peine amorcé, celui de l'azote presque nul. La cellulolyse, à des pH aussi bas, se fait grâce à l'action de Champignons et d'Actinomycètes : les Bactéries n'y interviennent pour ainsi dire pas. On est donc amené à constater qu'un milieu pauvre en Bactéries se trouve être très favorable à certains Thécamoebiens. Il paraît donc que leur alimentation n'est peut-être pas essentiellement basée sur la microflore bactérienne mais sans doute aussi bien sur les Champignons, les Actinomycètes et les substances nutritives libres dissoutes dans l'eau, ainsi que celles provenant de la lyse de cellules animales ou végétales.

Ce bref aperçu de la biologie des Thécamoebiens nous montre que les notions acquises dans ce domaine jusqu'à ce jour sont limitées bien que nous ayons pu apporter quelques jalons à des connaissances nouvelles. Beaucoup de difficultés techniques s'opposent aux progrès rapides de ces recherches tant en ce qui concerne les problèmes morphologiques que ceux plus fonctionnels, de la reproduction.

*TROISIÈME PARTIE*

**DYNAMIQUE ET BIOCÉNOTIQUE**





## I. — TECHNIQUES ET MÉTHODES

« La méthode idéale de dénombrement des populations d'un milieu serait celle qui donnerait, à un moment donné, une image fidèle du peuplement occupant une unité de surface définie » (LAMOTTE, GILLON et RICOU dans LAMOTTE et BOURLIÈRE, 1969). Nous reprenons à notre compte cette excellente définition de l'échantillonnage et des techniques de dénombrements.

L'image que nous avons cherchée est celle de la communauté thécamoebienne dans sa dynamique, ceci dans trois stations dont la définition est phytosociologique et pédologique. De nombreuses questions se posent, au départ, au sujet de la fréquence de l'échantillonnage, le nombre d'échantillons, la technique d'extraction, la taille de l'unité d'analyse, etc...

### 1) Fréquence de l'échantillonnage.

Pour étudier un cycle saisonnier, il est souhaitable de faire des prélèvements fréquents. A la limite, la meilleure connaissance du cycle sera donnée par une observation permanente. Cependant, dans tous les problèmes d'échantillonnage, le principe qui nous guide est d'obtenir la meilleure information possible sans s'imposer un travail disproportionné par rapport à l'amélioration de la qualité des résultats.

La longévité des Thécamoebiens est relativement courte par rapport à celle des autres groupes animaux du sol. Chez les Thécamoebiens comme chez tous les Protozoaires, les fluctuations de densité peuvent être très grandes étant donné d'une part leur aptitude à se multiplier rapidement et d'autre part celle qu'ils possèdent de se protéger des rigueurs des conditions écologiques par la formation d'épiphragme ou de kystes. Il faut, on le voit, tenir compte du « temps écologique » que Slobodkin (1966) définit comme étant dix fois l'équivalent de la durée d'une génération spécifique. Ce temps écologique est variable selon les espèces, ou plutôt selon les groupes d'espèces. On peut considérer que pour les Thécamoebiens, il est du même ordre de grandeur. D'après Slobodkin, c'est à l'échelle du « temps écologique » qu'on peut s'attendre à voir les populations se maintenir dans un équilibre approximatif.

Pour les Microarthropodes, Vannier (1970) a procédé, en Forêt de Sénart, à des échantillonnages mensuels. Étant donné la rapidité de successions des générations chez les Protozoaires, on peut espérer qu'un échantillonnage hebdomadaire reflète l'éventuel équilibre des populations thécamoebiennes.

Nous verrons plus loin que cette rigueur n'a pas été inutile puisque la variation qui existe entre deux semaines successives est, la plupart du temps, plus grande que celle observée entre les moyennes mensuelles de deux mois successifs.

### 2) La surface de l'aire d'échantillonnage.

Les stations ont été choisies parce que leur végétation atteste leur stabilité, leur équilibre. Celui-ci traduit de manière visible les équilibres des peuplements thécamoebiens qui, pour être plus discrets, n'en sont pas moins très importants. L'homogénéité ou l'hétérogénéité de la répartition de la strate herbacée est fonction elle-même de l'association végétale considérée. Si on veut définir la faune d'une telle association végétale, il n'est pas conseillé de réduire la surface d'échantillonnage à une vingtaine de m<sup>2</sup> bien que cela paraisse souvent

plus facile. Il faut, au contraire, l'étendre à, au moins, la surface de « l'aire minimale » des phytosociologues (BRAUN-BLANQUET, 1964).

Dans les stations étudiées, l'aire minimale est de l'ordre de 100 m<sup>2</sup>. Dans la Forêt de Meerdael, l'aire d'échantillonnage a bien été de cette dimension et n'a jamais atteint les zones écotones de lisière. Le plan d'échantillonnage des Thécamoëbiens de la Forêt de Sénart, étant lié à celui des Nématodes, l'échantillonnage a été fait dans un secteur de 4 × 5 m divisé en quadrats de 1 × 1 m. Nous considérons donc que nos résultats, pour la Forêt de Sénart, sont représentatifs de cette surface.

### 3) Le nombre d'échantillons.

Bien qu'aucune étude de distribution spatiale n'ait été faite sur les Thécamoëbiens, il est cependant raisonnable de penser que la distribution des Thécamoëbiens n'est ni régulière, ni due au hasard. En effet l'hétérogénéité des lieux, des ressources alimentaires, la présence de microhabitats plus favorables autant que la faculté de multiplication rapide de ce groupe aboutissent sans doute à la formation d'agrégats. On sait que dans ce cas, le nombre d'échantillons doit être assez grand pour que la précision des moyennes de densité soit suffisante. Berthet (1954), Cancela da Fonseca et Vannier (1969) dans l'ouvrage de Lamotte et Bourlière ont abordé le problème pour les Microarthropodes.

Nous n'avons pas pu faire une étude exhaustive du problème car elle nous aurait entraînée trop loin de ce qui nous occupe. Bien que nous ayons partiellement procédé empiriquement, nous considérons avoir utilisé la méthode qui donnait le maximum d'information en un minimum de temps.

Pratiquement, en Forêt de Meerdael, 20 carottes de sondage sont prélevées chaque semaine avec une petite sonde fenestrée (fig. 18) et incluse dans des sacs en plastique. La sonde fenestrée présente l'avantage de ne pas comprimer l'échantillon.

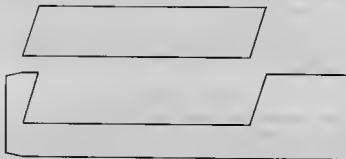


FIG. 18. — Sonde fenestrée.

Ces échantillons sont prélevés dans l'air minimale. L'usage des quadrats n'est pas très adaptée aux Thécamoëbiens. En effet, puisque nous étudions les Thécamoëbiens du sol de telle ou telle association, il faut poser la sonde au sol de manière judicieuse et, en fonction du but poursuivi, nous avons volontairement évité les plages de mousse, les proximités de racines d'arbres ou même d'herbes. En tirant au sort le lieu où doit être posée la sonde, on risque fort de tomber dans un microhabitat particulier qui ne fait pas partie de l'étude. La variabilité de l'ensemble des résultats en sera augmentée.

### 4) Technique d'extraction.

Il importe, pour que la description de la communauté soit précise, que l'on procède aux dénombrements des individus. Chez les Protozoaires, la technique de culture a été fréquemment utilisée mais elle trompe l'observateur sur la composition réelle du peuplement, surtout dans le cas de faunes édaphiques. En effet, l'élevage en milieu liquide ou même sur gélose change considérablement les conditions de milieu (Singh, 1946). Si toutes les espèces déterminées dans ces cultures proviennent bien du biotope où a été prélevé l'échantillon, on ne peut pas dire, pour autant, que leurs proportions soient respectées. Certaines espèces, favorisées par l'humidité (HEAL, 1964 b) offerte, se développeront au détriment d'autres : certains kystes trouveront des conditions nécessaires à l'activité et se dékysteroent. L'image de la communauté sera totalement faussée.

Ce problème avait été soulevé par certains auteurs. Bonnet et Thomas (1958) imaginent un procédé ingénieux qui consiste à :

- 1) sécher les échantillons de sol ; les coques sont alors vides.

2) mettre les échantillons en suspension dans l'eau ; les coques emprisonnant une bulle d'air flottent à la surface de la suspension, tandis que les matériaux lourds décantent.

3) récolter les thèques qui flottent en surface par tension superficielle sur une lame porte-objet.

Cette technique prévoyait un barbotage de la suspension au  $\text{CO}_2$  ou avec un gaz tel l'hydrogène ou l'air (CHARDEZ, 1962 e). Ceci n'est pas indispensable. La méthode a fait l'objet de mises au point par Decloître (1960 d, 1966). Celui-ci sépare le surnageant et le filtre sur membrane filtrante.

L'extraction par flottation a un rendement de concentration très élevé. Elle convient bien aux travaux qui se basent sur la présence des espèces, elle permet aussi de grouper beaucoup d'individus d'une nouvelle espèce à décrire.

Cependant, elle ne pouvait nous satisfaire pour deux raisons primordiales :

1) Les pertes d'individus sont considérables. Tous les individus ne sont pas entraînés en surface et les coques de grande taille risquent d'être sélectionnées.

2) En séchant les échantillons, il n'est pas possible de faire la distinction entre les individus vivants et les thèques vides qui sont accumulées sur place et qui semblent se conserver relativement bien.

Nous avons été amenée (COTTEAUX, 1967) à mettre au point un procédé assez simple, particulièrement bien adapté à l'étude de sols très riches en Thécamoebiens. Dans cette méthode :

1) les échantillons de sol (500 mg) ne sont pas séchés ; le cytoplasme des individus vivants est conservé.

2) ils sont fixés au Bouin-Hollande et colorés au Ponceau de Xylidine ; les individus vivants se distinguent des thèques vides.

3) ils sont mis en suspension dans 500 ml d'eau et agités pendant environ 2 h afin de démanteler les particules de sol.

4) une partie aliquote de 2 ml de cette suspension — contenant en principe 2 mg de sol frais — est filtrée sur membrane filtrante (Millipore, HAWPO2500).

5) la membrane filtrante est séchée à l'air et montée à l'air et montée sans autre manipulation entre lame et lamelle, dans une huile à immersion (Millipore, XX7000050) qui rend la membrane transparente et permet l'observation directe du contenu de la suspension. La préparation est lutée au Glyceol afin d'éviter le déplacement de la lamelle. Une telle préparation contient, ici, en moyenne de 10 à 20 individus vivants et une certaine de thèques vides.

En pratique, des fractions de 100 mg de la couche de fermentation sont prélevés en laboratoire au centre de chaque carotte (le reste de la carotte sert à la mesure de l'humidité actuelle), elles sont mélangées par 10 pour diminuer la variabilité des densités et fixées au Bouin-Hollande. Les deux piluliers récoltés chaque semaine, contenant chacun 1 gr de sol frais, peuvent être stockés jusqu'à l'analyse. Pour celle-ci, les fractions de 1 gr sont mises en suspension dans 1.000 ml d'eau. La partie aliquote prélevée est de 2 ml (soit environ 2 mg).

La grandeur de cette fraction a été choisie, on la verra plus loin, de façon à biaiser le moins possible l'estimation de la densité.

On voit donc que si 104 parties aliquotes de 2 mg ont été comptées sur un an, celles-ci proviennent de 1.040 carottes de sondage.

En Forêt de Sénart où la densité des Thécamoebiens est plus faible qu'en Forêt de Meerdael, nous avons été obligés de doubler le nombre des aliquots analysés. Les échantillons proviennent, comme il a été dit plus haut, de quadrats. Quatre piluliers ont été remplis avec  $5 \times 100$  mg provenant d'une rangée de 5 quadrats, soit 500 mg par pilulier. Ces fractions de sol fixés sont amenées en suspension dans 500 ml d'eau. Ici, nous avons analysé 208 parties aliquotes de 2 mg provenant de 1.040 carottes de sondage.

Ces chiffres sont minimums car les cycles d'échantillonnage se sont échelonnés sur plus de 52 semaines.

##### 5) Unité d'analyse.

L'aliquot de suspension à prélever est variable et dépend de la nature du substrat observé. Pour choisir la quantité optimale qui donnerait à nos résultats la plus grande précision, nous avons testé des aliquots de différentes tailles.

En effet, il s'agit de trouver le compromis entre la rigueur de la mesure et la quantité de travail à fournir. Quand on utilise de grands aliquots, des matières encombrant la préparation et cachent les thèques. La densité risque donc d'être sous-estimée. D'autre part, plus l'aliquot est petit, plus le travail à fournir est grand, car il faut alors multiplier les préparations à dénombrer pour obtenir un minimum de thèques.

La méthode des contrastes orthogonaux nous a guidé dans ce choix (DAGNELIE, 1964; GUENTHER, 1961). En posant  $m_1$ ,  $m_2$  et  $m_3$  comme moyennes respectives des logarithmes des densités de Thécamoebiens de 1, 2 et 4 mg de sol, on propose deux hypothèses nulles dont les contrastes sont les suivants :

$$\begin{aligned} L_1 &= m_3 - m_1 \\ L_2 &= 2m_2 - m_1 - m_3 \end{aligned}$$

Le premier contraste concerne la relation entre la densité et le volume. En effet, si les moyennes de densités sont égales pour différents volumes la relation n'existe pas.

Le second concerne la linéarité de cette relation. En effet, si la relation existe, il faut que  $m_2$  soit sur la droite qui joint  $m_1$  et  $m_3$  sur un graphique de régression.

TABLEAU 8. — Tableau d'analyse de variance de la densité en Thécamoebiens de 3 aliquots de taille croissante (1, 2 et 4 mg). Données transformées en  $\log_{10}$ .

Sources de variations	SCE	dl	s <sup>2</sup>
Volume	9,604.441	2	
Résiduelle	1,704.124	21	0,08.114
Total	11,308.565	23	

Au tableau 8, on trouvera la variance résiduelle par rapport à laquelle seront testées les sommes des carrés des écarts associées aux contrastes (cette valeur n'ayant qu'un degré de liberté) :

$$SCE_L = \frac{\left[ \sum_{j=1}^3 c_j T_j \right]^2}{\sum_{j=1}^3 n_j c_j^2}$$

où  $c_j$  sont les coefficients des moyennes ;

$T_j$  : les totaux des  $\log_{10}$  des densités mesurées pour chaque aliquot ;

$n_j$  : le nombre de mesures par aliquot ;

$j$  : le nombre d'aliquot.

TABLEAU 9. — Test F de Snedecor pour les contrastes  $L_1$  et  $L_2$ .

	$c_1$	$c_2$	$c_3$	SCE <sub>L</sub>	F
$L_1$	— 1	0	+ 1	7,724	95,49
$L_2$	— 1	+ 2	— 1	0,428	5,27

Les valeurs de F pour  $L_1$  et  $L_2$  (Tableau 9) sont toutes deux significatives, puisque  $F_{0,95; 1,20} = 4,35$ . L'hypothèse nulle de  $L_1$  est à rejeter : il n'y a pas d'équivalence entre les moyennes  $m_1$  et  $m_3$ , cependant l'hypothèse nulle de  $L_2$  étant à rejeter également, il ne semble pas qu'il y ait linéarité entre les 3 moyennes  $m_1$ ,  $m_2$  et  $m_3$ .

L'observation des données nous montre que l'aliquot de 4 mg est sous-estimé par rapport aux autres.

En définitive, il semble que ce soit l'aliquot de 2 mg qui est proportionnellement à sa taille le plus riche. Prendre le plus petit serait un surcroît de travail, prendre le plus grand serait risquer de manquer certains Thécamoebiens couverts par un amas d'humus.

#### 6) Expression de la densité.

Les valeurs obtenues par le dénombrement sont en fait des densités estimées par rapport à un poids de sol frais. Nous avons pensé qu'il était plus judicieux d'exprimer cette densité en rapport avec le poids sec

et de chercher par ailleurs les corrélations existant entre la densité et la teneur en eau. La formule de transformation est la suivante :

$$\text{Densité de Thécamoebiens par mg de sol sec} = \frac{X \times 10 \times (H + 100)}{a}$$

où X = le nombre de Thécamoebiens dans l'aliquot ;

H = l'humidité actuelle ;

a = la taille de l'aliquot.

Cette façon d'exprimer la densité n'est sans doute pas la meilleure, il faut le reconnaître. Le poids spécifique des sols diffère d'après leur nature et la comparaison entre la densité en Thécamoebiens de deux biotopes n'a pas toujours de signification. Sans doute vaut-il mieux se référer à la surface ou au volume et nous envisageons une technique de dilution qui permettrait un tel point de référence. Cependant, dans l'étude qui nous occupe, les comparaisons sur des sols assez comparables et de plus, le principal objet de cette recherche est la comparaison des densités dans un même sol à différents moments de l'année. La référence au poids sec est pleinement justifiée, dans ce cas.

Ayant ainsi défini la fréquence de l'échantillonnage, la surface de l'aire à échantillonner, le nombre d'échantillons à prendre, la technique d'extraction des thèques, la taille de l'aliquot à recenser et la référence permettant d'exprimer la densité, nous pensons avoir établi des normes d'échantillonnage qui nous renseigneront de la manière la plus précise et la plus exacte sur la densité des Thécamoebiens du sol. Il se peut qu'il reste malgré tout un léger biais par défaut dû aux pertes au cours des manipulations (qui sont pourtant réduites). Ce biais est sans aucun doute le plus minime possible et est identique dans toutes les unités d'analyse. Nous considérons donc qu'il n'est pas nécessaire d'en tenir compte.

## II. — SYNÉCOLOGIE DESCRIPTIVE

Une investigation de plus d'un an dans les trois biotopes forestiers nous a permis de rencontrer 87 espèces et variétés dont 56 étaient vivantes lors du prélèvement. Chez les Thécamoebiens, le terme « variété » n'a pas de sens écologique. Il a généralement été utilisé par les auteurs avec la signification de « sous-espèce ». Les variétés écologiques sont le plus souvent désignées par des « formes ». Pour chacun des biotopes, les nombres d'espèces et variétés sont évidemment légèrement inférieurs mais ils ne le sont que de peu, en raison de la ressemblance des milieux. Le nombre d'espèces vivantes est identique dans les deux stations de la Forêt de Meerdael (Tableau 10). Dans la Forêt de Sénart, il est plus élevé.

TABLEAU 10. — Nombre d'espèces vivantes et nombre total d'espèces dans les trois stations.

	FM	A <sub>1</sub>	FS
nombre d'espèces vivantes	39	39	48
nombre total d'espèces	70	71	56

Il faut tenir compte du fait que dans les premières stations, il a été analysé 4 mg par semaine, soit un peu plus de 209 mg alors qu'en Forêt de Sénart où la densité est plus faible, les analyses portent sur un peu plus de 416 mg. Nous avons donc plus de chances de rencontrer un plus grand nombre d'espèces.

Cependant, si l'on compare le nombre d'espèces vivantes avec le nombre total d'espèces rencontrées, on remarquera qu'en Forêt de Meerdael, les espèces vivantes représentent 55 % du total alors qu'en Forêt de Sénart, elles en représentent 85 %. D'où viennent ces thèques vides dont les

TABLEAU 11. — Densités moyennes annuelles de toutes les espèces dans la chénopée à luzede (FM), dans la pessière (A<sub>1</sub>), dans la chénopée à moineau (FS), a : individus vivants ; b : thèques vides ; c : individus dont la thèque est ronce d'épiphragme ; d : kystes.

	FM				A <sub>1</sub>				FS			
	a	b	c	d	e	b	c	d	e	b	c	d
<i>Gyrodactylus longis</i>	0.03	0.84±0.23	0.02	—	0.04	1.36±0.28	—	—	0.02	0.51±0.14	—	—
<i>Ooideopsis terica</i>	0.02	1.64±0.26	—	—	0.05	2.74±0.41	—	—	—	0.11±0.04	—	—
<i>Acrida senaria</i>	—	0.14±0.05	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Acrida cistacea</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Chilodactylus microgaster</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Conopogon areolaris</i>	—	—	—	—	0.01	0.16±0.10	—	—	—	0.02	—	—
<i>Conopogon confusus</i>	0.19±0.07	2.10±0.43	0.02	—	0.19±0.06	2.52±0.53	0.01	0.01	0.55±0.02	5.09±0.65	0.03	0.07
<i>Conopogon diffractus</i>	—	0.03	—	—	—	—	—	—	0.01	0.02	—	—
<i>Conopogon diffractus</i> var. <i>chinua</i>	—	—	—	—	—	0.68	—	—	—	—	—	—
<i>Conopogon gauthieri</i>	—	0.04	—	—	—	0.01	—	—	—	0.07	—	—
<i>Conopogon globatus</i>	—	0.03	—	—	—	0.05	—	—	—	0.03	—	—
<i>Conopogon globatus</i> var. <i>chinua</i>	—	—	—	—	—	0.09	—	—	—	0.05	—	—
<i>Conopogon phaeolus</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Conopogon phaeolus</i> var. <i>fruticulosus</i>	0.07	0.58±0.12	—	—	0.01	0.25±0.06	—	—	0.15±0.05	0.05	0.01	0.01
<i>Conopogon phaeolus</i> var. <i>fruticulosus</i>	—	0.01	—	—	—	0.03	—	—	—	—	—	—
<i>Conopogon sylvatica</i>	0.09	1.94±0.34	—	0.01	0.13±0.08	4.31±0.59	—	0.02	0.12±0.04	1.05±0.07	0.01	0.01
<i>Conopogon sylvatica</i> var. <i>minor</i>	0.07	1.04±0.33	—	—	0.00	1.52±0.47	—	—	0.18±0.05	1.72±0.38	—	0.01
<i>Conopogon sylvatica</i> var. <i>minor</i>	—	1.02	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0.01
<i>Conopogon sylvatica</i> var. <i>glabellus</i>	—	1.01	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Gyrodactylus ambigua</i>	—	0.03	—	—	—	0.68	—	—	—	0.02	—	—
<i>Gyrodactylus sylvaticus</i>	—	0.04	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Gyrodactylus kahl</i>	—	0.04	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Phragmopus brevis</i>	0.71±0.06	3.29±0.42	—	—	1.44±0.20	13.29±1.41	—	—	0.01	0.14±0.04	—	—
<i>Phragmopus brevis</i> var. <i>minor</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0.01
<i>Phragmopus caudalis</i>	0.05	0.30±0.15	—	0.01	0.01	0.09	—	—	0.35±0.06	1.65±0.16	—	—
<i>Phragmopus caudalis</i>	0.02±0.15	5.20±0.49	0.00	0.05	1.07±0.17	5.29±0.56	—	—	0.14±0.05	—	—	—
<i>Phragmopus ruficornis</i>	0.02	0.43±0.13	—	—	0.18±0.08	0.95±0.28	0.12±0.07	0.02	0.78±0.12	4.15±0.45	0.10±0.03	0.09±0.03
<i>Phragmopus libanus</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	0.01	0.14±0.05	—	—
<i>Phragmopus collina</i> var. <i>paucis</i>	0.01	0.03	—	—	—	0.01	—	—	—	—	—	—
<i>Phragmopus collina</i> var. <i>paucis</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Phragmopus chinensis</i>	—	0.05	0.01	—	0.02	0.02	—	—	0.01	0.16±0.05	—	—
<i>Phragmopus pascalis</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Phragmopus pascalis</i> var. <i>humicola</i>	0.01	6.57±0.10	—	—	0.62	0.45±0.14	—	—	0.01	0.26±0.07	—	—
<i>Helopogon sylvatica</i>	—	0.02	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Helopogon sylvatica</i>	0.84±0.23	2.01±0.47	0.02	0.01	0.23±0.10	1.05±0.39	—	—	0.01	0.34±0.07	0.01	0.01
<i>Helopogon sylvatica</i>	0.01	0.29±0.11	—	—	0.17±0.07	3.28±0.47	0.01	0.01	0.03	0.13±0.04	0.01	—
<i>Neohelia dentatella</i>	—	—	—	—	—	0.01	—	—	—	—	—	—
<i>Neohelia libanensis</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Neohelia libanensis</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Neohelia libanensis</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Neohelia libanensis</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Neohelia libanensis</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Conopogon sylvatica</i>	0.05	0.13±0.06	—	—	0.01	0.16±0.10	—	—	0.09	0.43±0.09	—	—
<i>Conopogon sylvatica</i> var. <i>lucica</i>	—	—	—	—	0.02	0.06	—	—	—	—	—	—
<i>Schwarzia trichodes</i>	—	—	—	—	—	0.01	—	—	0.22±0.06	1.02±0.20	—	—



individus ne sont jamais en activité malgré l'observation fréquente ? Dans la plupart des cas, elles n'appartiennent pas au milieu mais proviennent de biotopes annexes : mousses, tronc d'arbres. Remarquons par exemple la présence d'*Arcella catinus* dans l'humus de la chênaie à luzule. Il suffit de savoir qu'à quelques mètres du lieu de prélèvement se trouve une petite dépression ( $2 \times 4$  m) qui, l'hiver, est immergée en permanence. Il s'y développe une faune très différente de celle de l'humus. *Arcella catinus* s'y trouve en grand nombre.

### 1) Abondance.

Au Tableau 11, on trouve réunies toutes les données de densités moyennes annuelles pour un mg de sol sec. Cette valeur qu'on pourrait appeler aussi « abondance » a été calculée pour les individus vivants, pour les thèques vides, pour les thèques contenant un ou plusieurs kystes et pour les individus vivants dont les thèques sont munies d'un épiphragme. Étant donné la variabilité de ces données, il est indispensable de compléter les moyennes par une estimation de la valeur de  $2 \sigma$ . Ce calcul n'a pas été fait pour les moyennes inférieures à 0,10.

### 2) Densité relative, constance et dominance.

Certains paramètres sont intéressants à analyser : la densité relative (Tableau 12) est le pourcentage d'une espèce par rapport au total des individus ; la constance (Tableau 12) est le rapport exprimé en pourcentage entre le nombre de relevés contenant l'espèce et le nombre total de relevés, (une espèce est dite constante quand elle est présente dans plus de 50 % des relevés, elle est dite accessoire quand

TABLEAU 12. : Densité relative et constance des espèces principales dans les trois stations.

	Densité relative			Constance		
	FM	A <sub>1</sub>	FS	FM	A <sub>1</sub>	FS
<i>Centropyxis aerophila</i> var. <i>sphagnicola</i>	1,3 %	0,7 %	4,3 %	42 %	29 %	80 %
<i>Centropyxis orbicularis</i>	0,5 %	0,4 %	1,2 %	14 %	2 %	37 %
<i>Centropyxis sylvatica</i>	0,6 %	0,5 %	0,9 %	14 %	27 %	32 %
<i>Centropyxis sylvatica</i> var. <i>minor</i>	0,5 %	0,2 %	1,2 %	14 %	9 %	41 %
<i>Plagiopyxis declivis</i>	4,4 %	4,4 %	6,1 %	72 %	79 %	90 %
<i>Trigonopyxis arcuata</i>	1,5 %	5,9 %	2,7 %	43 %	85 %	80 %
<i>Hyalosphenia subflava</i>	6,6 %	0,9 %	0,1 %	75 %	29 %	7 %
<i>Schoenbornia visicicola</i>	—	—	1,7 %	—	—	51 %
<i>Phryganella acropodia</i>	29,0 %	24,5 %	27,8 %	98 %	100 %	100 %
<i>Phryganella acropodia</i> var. <i>penardi</i>	0,3 %	0,1 %	3,0 %	2 %	5 %	51 %
<i>Phryganella paradoxa</i>	1,7 %	2,9 %	2,9 %	47 %	63 %	68 %
<i>Corythion delamarei</i>	0,6 %	1,3 %	1,0 %	14 %	46 %	34 %
<i>Euglypha cuspidata</i>	1,6 %	—	0,2 %	43 %	—	10 %
<i>Euglypha laevis</i>	0,6 %	0,1 %	1,2 %	16 %	4 %	29 %
<i>Euglypha laevis</i> var. <i>minor</i>	0,5 %	0,2 %	1,6 %	21 %	7 %	71 %
<i>Euglypha rotunda</i>	1,6 %	0,1 %	3,3 %	45 %	4 %	66 %
<i>Tracheleuglypha acolla</i>	0,5 %	—	3,5 %	18 %	—	76 %
<i>Trinema complanatum</i>	12,0 %	6,8 %	7,2 %	94 %	83 %	87 %
<i>Trinema lineare</i>	0,6 %	0,2 %	2,2 %	11 %	7 %	52 %
<i>Pseudodifflugia gracilis</i> var. <i>terricola</i>	0,2 %	0,1 %	1,3 %	2 %	2 %	41 %
<i>Pseudodifflugia moderi</i>	0,1 %	—	3,3 %	1 %	—	75 %
<i>Pseudodifflugia senartensis</i>	—	—	3,8 %	—	—	86 %
<i>Euglyphidion enigmaticum</i>	30,6 %	46,5 %	10,8 %	100 %	100 %	98 %
Divers	3,8 %	2,3 %	8,7 %	—	—	—



elle est présente dans 25 à 50 % des relevés et elle est dite *accidentelle* quand elle est présente dans moins de 25 % des relevés). On pourrait encore parler de *dominance* mais cette notion convient mieux à une étude qui inclut un grand nombre de biotope. Une espèce est *caractéristique* quand elle est présente dans un biotope à l'exclusion des autres, une espèce est *préférante* quand elle est abondante dans le biotope sans toutefois être absente ailleurs, elle est *étrangère* quand elle ne fait pas partie du biotope. Dans notre étude, cette échelle de dominance ne peut être retenue de manière rigoureuse car nous ne comparons que trois biotopes, aussi en parlerons nous en fonction de notre connaissance plus étendue de l'écologie de chacune des espèces.

*Diplochlamys timida* est absente en Forêt de Sénart. Dans les autres stations, on trouve peu d'individus vivants mais beaucoup de thèques vides. La nature de celles-ci les rend moins fragiles et leur conservation s'avère plus longue que celle des autres espèces. Nous n'avons rencontré aucune forme enkystée.

*Diplochlamys fragilis* est présente dans les trois stations. La conservation des thèques vides n'est pas aussi efficace que pour l'espèce précédente, d'où son nom. Dans la chénaie à luzule, nous avons rencontré quelques individus avec épiphragme. La membrane qui recouvre le pseudostome se confond avec la thèque elle-même et il est souvent difficile de voir le pseudostome.

Ces deux espèces dont le recouvrement est formé par des éléments d'origine organique et humique sont assez typiques des humus forestiers acides. On les trouve dans les mousses de ces mêmes biotopes.

*Arcella arenaria* ne se trouve qu'à l'état de thèques vides dans les deux chénaies. Arrachée sans doute à un biotope voisin, des mousses sans doute, elle est tombée dans l'humus et n'y trouve pas les conditions d'aération, d'activité microbiologique qui lui sont indispensables.

*Bullinularia indica* existe dans la pessière mais elle est rare. Quelques individus vivants témoignent de son implantation dans ce milieu acide et organique. Cependant, la taille de l'animal (le plus grand rencontré ici) ne lui permet pas un développement important. Dans l'humus, le feutrage des matières organiques d'origine végétale ne laisse que peu de lacunes.

Les thèques vides de *Centropyxis aerophila* qui ont atteint l'humus des stations de Meerdael proviennent sans aucun doute des plages de mousses voisines. Dans la pessière, le nombre de thèques n'est pas négligeable, mais cela n'a rien d'étonnant si l'on sait que les mousses sur les troncs d'épicéas et au sol sont très abondantes et forment de grandes plages que nous avons évitées pour l'échantillonnage mais que néanmoins la contamination à faible distance est aisée, d'autant plus que la coquille cesse d'être fixée au substrat dès que l'animal est mort. Elle peut donc être emportée par un simple coup de vent.

*Centropyxis aerophila* var. *sphagnicola* est typique des humus forestiers acides. Elle ne domine dans aucune des stations et, si l'on peut la considérer comme accessoire en Forêt de Meerdael, elle est constante en Forêt de Sénart où l'horizon humifère est de type moder. On verra plus loin que cette espèce caractérise la chénaie à molinie.

C'est aussi en Forêt de Sénart que nous avons rencontré des thèques contenant un ou plusieurs kystes. Ainsi que nous l'avons dit précédemment, il existe plusieurs types de kystes, ceux-ci sont toujours multiples et de petite taille.

*Centropyxis cordiformis* n'est présent à l'état vivant qu'en Forêt de Sénart. Dans la pessière nous avons trouvé quelques thèques vides semblables au type mais notablement plus petites. Il s'agit de toute manière d'une espèce rare, n'ayant été trouvée jusqu'ici que dans les humus forestiers.

Il semble que les humus étudiés soient trop évolués pour *Centropyxis deflandriana* dont nous avons trouvé quelques thèques vides en Forêt de Meerdael. Sa variété *minima* est plus rare encore.

*Centropyxis gauthieri* dont un exemplaire a été trouvé vivant en Forêt de Sénart est représenté dans les trois biotopes par des thèques vides. Ici encore, il s'agit de quelques spécimens échappés des touffes de mousses.

*Centropyxis globulosa* et *Centropyxis minuta* n'ont pas non plus leur place dans ces humus, c'est pourquoi on ne rencontre que quelques thèques vides.

*Centropyxis orbicularis* est bien représenté et comme *Centropyxis aerophila* var. *sphagnicola*, il est plus abondant en Forêt de Sénart, sa fréquence y est aussi plus élevée. C'est dans la chénaie à molinie, une espèce accessoire et préférante. En Forêt de Meerdael, bien que l'abondance, la fréquence

et la constance soient faibles, on ne peut pas parler d'espèce accidentelle et étrangère. En effet, la quantité d'exuvies témoigne de la constance de l'espèce et de son appartenance à la synusie. Quelques kystes ont été trouvés en Forêt de Sénart où l'espèce est par ailleurs la mieux représentée.

*Centropyxis plagiostoma* et sa variété *terricola* sont l'une et l'autre des étrangères.

En Forêt de Meerdael, le cas de *Centropyxis sylvatica* et sa variété *minor* est assez comparable à celui de *Centropyxis orbicularis*. C'est une espèce peu abondante, accidentelle ou presque. Cependant, la densité des thèques vides invite à penser qu'il s'agit bien d'une espèce inféodée au milieu. En Forêt de Sénart, les différents paramètres plus élevés permettent de la considérer comme accessoire et préférante. La petite variété est plus abondante que le type. Faut-il y voir un stade d'un cycle de reproduction ou simplement attribuer son expansion au nanisme caractéristique des sols ? La question ne pourra être résolue que lorsqu'on aura pu observer le cycle complet de l'espèce. Il faut remarquer cependant que les kystes de sexualité n'ont été trouvés que chez le type, ce qui nous incline à penser qu'il s'agit d'un stade (l'espèce pouvant ainsi se trouver sous les deux formes dans le même milieu). S'il fallait attribuer la variété *minor* au nanisme édaphique, on ne comprend d'ailleurs pas pourquoi il coexisterait avec son type dans le même biotope étant donné que les deux formes occuperaient certainement la même niche écologique. On ne comprend pas non plus pourquoi ils seraient de densités presque égales à l'intérieur des trois biotopes.

*Cyclopyxis kahli* est étrangère dans les trois biotopes. Elle a été rencontrée vivante en Forêt de Sénart et les thèques vides y sont plus abondantes, ce qui laisse à penser que son habitat est assez proche de l'humus de la chénaie à molinie.

*Plagiopyxis bathystoma* aurait pu, par son écologie, faire partie de ces communautés. Cependant, seules quelques thèques vides témoignent d'une présence sporadique et sans doute lointaine.

On aurait pu croire aussi que *Plagiopyxis callida* et sa variété *pusilla* soient fréquentes dans ces humus. Il n'en est rien. En Forêt de Sénart, le type n'existe pas et la variété y est faiblement représentée.

*Plagiopyxis declivis* est une espèce commune dans les sols mais elle est caractéristique des humus forestiers acides. Ici, elle est parfaitement adaptée au milieu. Elle correspond morphologiquement au type par sa taille et son aspect. Elle est assez abondante dans les trois stations : 4,3 % dans la chénaie à luzule, 4,4 % dans la pessière et 6,1 % dans la chénaie à molinie. La constance est supérieure à 50 %. C'est donc une espèce constante et caractéristique. Les individus vivants dont les thèques sont munies d'épiphragme sont abondants, surtout dans la pessière, quant aux kystes, il y en a dans les trois milieux.

La présence de *Plagiopyxis intermedia* dans les sols humiques étonnera peut-être. Cependant, si elle est un peu plus fréquente dans la pessière, elle reste cependant peu abondante car elle représente moins de 1 % du peuplement. On peut donc la classer parmi les espèces étrangères et accidentelles.

*Trigonopyxis arcuata* est une espèce très caractéristique de l'humus en milieu acide. La structure même, construite avec des éléments humiques, est très foncée. C'est dans la pessière, le biotope où la couche d'humus est la plus épaisse, que cette espèce abonde le plus ; dans les deux autres stations, elle est bien représentée. Chez cette espèce, les kystes sont rares. On trouve parfois des kystes de résistance dans la chénaie à molinie.

Il existe une forme plus petite, de la taille de *Plagiopyxis declivis*. Les caractéristiques morphologiques de la thèque sont absolument comparables à celles de *Trigonopyxis arcuata*. On la trouve surtout dans la pessière qui est d'ailleurs le lieu de prédilection du type. On peut penser au stade de petite taille auquel Bonnet (1964) fait allusion dans son hypothèse de cycle reproductif.

*Hyalosphenia subflava* est caractéristique de la chénaie à luzule. Dans la pessière, elle est accessoire et en Forêt de Sénart, elle est accidentelle. Les données quantitatives recueillies à propos de cette espèce sont très fluctuantes. Il est probable qu'elle est spatialement très agrégative. Le nombre d'échantillons prélevés ne suffit pas, sans doute, à estimer valablement la densité hebdomadaire de cette espèce.

*Nebela collaris* n'est pas proprement édaphique. Elle affectionne les milieux acides mais le plus souvent, c'est dans les tourbières qu'elle trouve son extension maximum. Elle est accessoire dans la pessière mais sa fréquence est inférieure à 1 %. Dans les deux autres biotopes, elle est étrangère.

*Diffugiella oviformis* est accessoire dans la chênaie à molinie et, comme *Nebela collaris*, sa fréquence ne dépasse pas 1 %.

*Schoenbornia viaticola* est absente dans les stations de la Forêt de Meerdael. En Forêt de Sénart, on peut la considérer comme constante et préférante.

*Phryganella acropodia* est caractéristique des sols, en général. Il n'est donc pas étonnant de la trouver en grand nombre dans les trois stations où elle est partout constante et presque à 100 %. Dans la pessière et dans la chênaie à molinie, des individus de taille plus grande l'accompagnent. Dans la chênaie à molinie, on trouve en plus une variété plus petite : *Phryganella acropodia* var. *penardi*, cette variété y est constante et préférante.

*Phryganella paradoxa* ne diffère pas fondamentalement de *Phryganella acropodia*, seule sa forme plus allongée la caractérise sur le plan morphologique. Les deux espèces ont un revêtement assez foncé d'éléments minéraux mélangés de quelques éléments organiques. *Phryganella paradoxa* est assez abondante dans les trois stations, un peu moins, sans doute dans la chênaie à luzule. La variété *Phryganella paradoxa* var. *alta* existe dans les trois stations. Dans la chênaie à luzule et dans la pessière, les thèques vides sont particulièrement abondantes.

*Assulina muscorum* est une espèce très aérophile et sa présence ici est typiquement accidentelle. Par contre, *Corythion delamarei* est une espèce édaphique, elle est accessoire dans la pessière et dans la chênaie à molinie. Sa fréquence dans ces deux stations est plus élevée que 1 %. Dans la chênaie à luzule, elle est étrangère.

*Euglypha ciliata* est plutôt une espèce litéricole, elle est accidentelle dans ces biotopes. On trouve quelques exemplaires de la forme glabre mais ils sont très rares.

*Euglypha cuspidata* est assez fréquente en Forêt de Meerdael, dans la chênaie à luzule. Dans les autres stations, on trouve surtout des thèques vides.

*Euglypha laevis* est plutôt favorisée dans la chênaie à molinie où elle est accessoire et préférante. Dans la chênaie à luzule, on trouve assez bien de thèques vides mais très peu d'individus vivants. Il y a des individus dont les thèques sont munies d'épiphragme dans les deux chênaies et des thèques contenant des kystes dans la chênaie à molinie. La variété *Euglypha laevis* var. *minor* est également plus fréquente dans la chênaie à molinie où elle est constante. Les thèques vides sont encore plus abondantes que celles du type. Nous avons trouvé dans les deux chênaies, des individus dont les thèques sont munies d'un épiphragme et des individus enkystés.

*Euglypha rotunda* est abondante dans les deux chênaies. On remarquera que d'une manière générale le genre *Euglypha* est moins bien représenté dans la pessière.

*Tracheleuglypha acolla* est presque caractéristique de la chênaie à molinie, elle y est constante et sa fréquence y est de 3,5 %. Dans la chênaie à luzule, on en trouve moins mais certains individus sont munis d'un épiphragme. Les individus enkystés constituent presque le tiers de la population en chênaie à molinie.

*Trinema complanatum* est une espèce assez ubiquiste mais on admet son caractère préférentiel pour les biotopes humifères. Ici, elle est très abondante partout, elle est la troisième espèce en ordre d'importance de fréquence. Elle est, bien sûr, constante partout. Beaucoup d'individus portent des épiphragmes, quant aux kystes, ils sont le plus fréquents dans la pessière. Outre la variété *aerophila* qui est rare, il existe des populations de petites formes dans les trois stations. Dans la pessière, nous en avons trouvé, munis d'un épiphragme. Il existe aussi quelques individus très grands mais ils sont peu abondants et sont sans doute les extrêmes de la population type.

*Trinema lineare* se rencontre dans tant de milieux très divers qu'on la considère communément comme une ubiquiste mais quand on connaît sa grande abondance dans les mousses, on peut estimer qu'elle est accidentelle en Forêt de Meerdael. Par contre en Forêt de Sénart, sa fréquence est plus élevée, on y trouve des individus munis d'un épiphragme et d'autres enkystés.

*Pseudodiffugia gracilis* var. *terricola* est une variété édaphique rare en Forêt de Meerdael. En Forêt de Sénart, elle est accessoire et préférante. D'autres nouvelles espèces de ce genre ont été trouvées pour la première fois en Forêt de Sénart : *Pseudodiffugia moderi* et *Pseudodiffugia senartensis*. Toutes deux y sont constantes et la deuxième est caractéristique.

Enfin pour terminer, *Euglyphidion enigmaticum*, espèce de *mor*, est caractéristique des trois

biotopes. Elle pullule en Forêt de Meerdael : 30,4 % dans la chênaie à luzule, 46,5 % dans la pessière. En Forêt de Sénart, bien que moins importante, sa fréquence est quand même de 10,8 %. C'est, on le voit clairement, l'espèce la mieux adaptée au biotope et qui donne leur physionomie aux trois stations.

La synthèse de ces résultats basés sur les moyennes annuelles des espèces sera abordée par des figurations triangulaires (puisque nous étudions trois biotopes). Nous avons placé dans un triangle les espèces dont la densité relative est supérieure à 4 % et qu'on nomme « caractéristiques » : à chaque pointe, les espèces dont la densité relative ne dépasse 4 % que dans une des stations ; au centre, les espèces dont la densité relative dépasse 4 % dans toutes les stations (fig. 19 a).

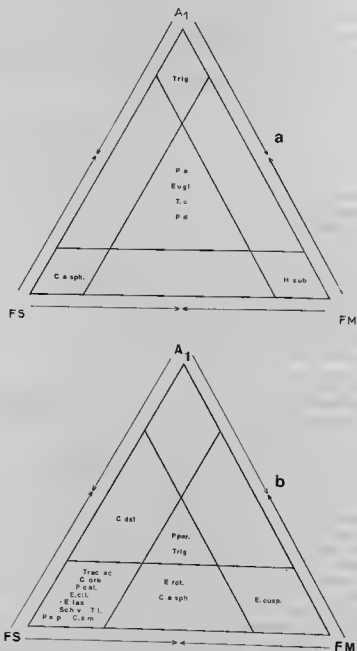


FIG. 19. — a : Espèces dont la densité relative dépasse 4 %, b : espèces dont la densité relative dépasse 1 %, à l'exception des quatre espèces dominantes et de *Hyalosphenia subflava* (leur position dans le triangle situe leur importance par rapport aux trois biotopes) (d'après COÛTEAUX, 1975 a).

Il apparaît aussi quatre espèces dominantes communes : *Phryganella acropodia*, *Euglyphidion enigmaticum*, *Trinema complanatum*, *Plagiopyxis declivis*. Chacune des stations est caractérisée par une espèce : dans la chênaie à luzule, c'est *Hyalosphenia subflava* ; dans la pessière, c'est *Trigonopyxis arcuata* et dans la chênaie à molinie, c'est *Centropyxis aerophila* var. *sphagnicola*.

La ressemblance entre les trois stations explique sans doute que les autres espèces dominantes sont les mêmes. Celles-ci ont des exigences comparables tant sur le plan du pH que de l'humidité, de la matière organique, etc...

Les trois espèces dominantes qui différencient les stations sont, elles aussi, édaphiques, acidophiles et humicoles. Y a-t-il un facteur particulier qui les a favorisées là où elles dominent ? Dans la pessière, le C/N élevé est sans conteste une situation très favorable pour *Trigonopyxis arcuata*. En Forêt de Sénart, l'échantillonnage qui n'a pas absolument exclu les mousses a laissé la place à une espèce *Centropyxis aerophila* var. *sphagnicola* qui affectionne les milieux muscicoles au contact de l'humus. Nous verrons plus loin que l'influence des mousses apparaît nettement dans ce biotope. La présence de *Hyalosphenia subflava* en chênaie à luzule paraît moins interprétable du fait que cette espèce est assez rare dans les sols et que, on le verra plus loin, elle n'est en corrélation avec aucun facteur écologique.

Cependant, les facteurs écologiques ne sont pas les seuls en cause dans l'équilibre d'une communauté. Il est certain que les relations internes entre individus favorisent tantôt une espèce tantôt une autre.

D'autres espèces assez fréquentes concourent à donner la physionomie aux différentes communautés. Dans une figuration triangulaire (fig. 19 b), on a placé les espèces présentes à plus de 1 % à l'exception des quatre espèces dominantes et de *Hyalosphenia subflava* qui n'est importante que dans la chênaie à luzule.

On voit que la pessière ne contient aucune espèce de cette catégorie et que la chênaie à molinie en héberge six. Ceci donne déjà une idée de la structure de ces peuplements. Les six espèces de la chênaie à molinie sont : *Centropyxis orbicularis*, *Plagiopyxis callida*, *Euglypha ciliata*, *Euglypha laevis*, *Schoenbornia visciicola*, *Tracheuglypha acolla*. Dans la chênaie à luzule, on en trouve deux : *Centropyxis sylvatica* var. *minor* et *Euglypha cuspidata*.

D'autres espèces sont présentes en densités relatives supérieures à 1 % dans les trois biotopes, ce sont, en plus des espèces caractéristiques : *Trigonopyxis arcuata* et *Phryganella paradoxa*. D'autres le sont dans deux stations seulement, ce sont : *Centropyxis aerophila* var. *sphagnicola*, *Euglypha rotunda* et *Euglypha laevis* var. *minor* dans les deux chênaies et *Corythion delamarei* dans la chênaie à molinie et la pessière.

Les autres espèces sont peu abondantes. On en compte 29 en dessous de 1 % dans la chênaie à luzule, 32 dans la pessière et 30 dans la chênaie à molinie, soit un nombre équivalent dans les trois stations.

### 3) Structure.

Ces différentes observations sur la densité relative des espèces dans chacune des communautés nous amènent à chercher à mettre en évidence une notion qui transparaît au travers de cette analyse : il s'agit de la structure des communautés.

Celle-ci peut être exprimée de différentes manières. La plus simple est celle que nous avons appelé « schéma de structure ». Ces schémas ont été construits pour les trois stations (fig. 20 a, b et c). Il s'agit tout simplement de représenter la densité relative de chaque espèce dans un histogramme en les classant en ordre décroissant. Pour établir l'échelle de valeur de cette structure, on peut penser que la communauté la moins structurée serait celle où toutes les espèces auraient la même densité, c'est-à-dire correspondrait à une communauté où les chances de survie de toutes les espèces seraient égales. On sait que, en réalité, les contraintes externes du milieu et internes des relations inter- et intra-spécifiques font que certaines espèces prennent une expansion considérable alors que d'autres sont fortement minorisées. Si cette contrainte se fait sentir, fortement, la communauté sera fortement structurée.

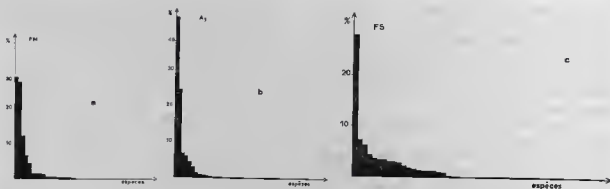


FIG. 20. — Schémas de structure a : chênaie à luzule, b : pessière, c : chênaie à molinie.

Dans le cas qui nous occupe, c'est la pessière qui est la plus structurée. Le milieu agit sur elle de manière assez rude ne permettant qu'à peu d'espèces de prendre de l'importance. Dans la chênaie à molinie, au contraire, la contrainte est moins puissante et, si deux espèces sont dominantes, il y a quand même seize espèces dont la fréquence n'est pas négligeable, c'est-à-dire qu'elles trouvent de quoi subsister d'une part et qu'elles ne subissent aucune nuisance de leurs compagnes, d'autre part. Cette communauté vit dans des conditions moins rigoureuses et sa structure en est diminuée. Entre ces deux extrêmes, la chênaie à luzule se situe comme une moyenne structurale.

#### 4) Diversité.

On devrait faire intervenir la notion de *diversité*, c'est-à-dire la relation existant entre le nombre d'espèces et le nombre d'individus. La formule de diversité « a » de Fisher-Williams (FISHER, CORBET et WILLIAMS, 1943) ne nous paraît pas applicable ici étant donné que nous n'avons pas tenu compte du nombre d'individus mais de la densité ramenée au poids de sol sec. Le biotope de densité la plus faible ( $12,75 \pm 1,40$  individus vivants par mg de sol sec) est aussi celui où le nombre d'espèces est le plus élevé (chêne à molinie) et celui où la structure est la moins forte. Nous pensons qu'il s'agit là d'une situation d'équilibre dans des conditions biologiquement favorables, à haute diversité. Dans la pessière, la densité est la plus élevée ( $24,28 \pm 1,64$  individus vivants par mg de sol sec) mais ceci au profit d'une seule espèce qui, profitant en quelque sorte de l'inconfort de ses compagnes, les supprime avant que celles-ci aient pu se développer et occupe définitivement la place principale. Entre les deux, une fois encore, on trouvera la chênaie à luzule présentant des caractères de structure et de diversité intermédiaires entre les deux autres stations.

Quels sont les facteurs responsables de ces structures ? Étant donné l'ensemble des conditions assez comparables, on peut invoquer peut-être la nature de la lièze : en Forêt de Sénart, lièze de chêne ; en Forêt de Meerdael, lièze mélangée de chêne et de hêtre avec dominance de hêtre ; en pessière, aiguilles d'épicéas. Le hêtre et l'épicéa sont des espèces très acidifiantes pour le sol, très peu favorables à l'installation de la microflore bactérienne. Les Thécamoebiens, on le sait, se plaisent en milieu acide et certains s'accoutument de fragments humiques comme nourriture mais les Bactéries restent cependant l'élément nutritionnel principal et leur présence diversifie les communautés thécamoebiennes.

La diversité de la chênaie à molinie peut trouver encore une explication dans la nature même des espèces qui la composent. Beaucoup des espèces sous-dominantes sont, en effet, des espèces à tendance aérophile de type muscicole. Des plages de mousses, occupant partiellement certains quadrats très proches du lieu de prélèvement, ont pu contaminer l'ensemble du peuplement. L'image de la communauté thécamoebienne obtenue de telle manière n'est pas forcément fautive, elle intègre en quelque sorte la mosaïque végétale qu'offre la strate herbacée et muscinale. Que le nombre d'espèces en soit accru ne paraît pas très étonnant.

Il arrive que des individus vivants soient amenés d'une autre hôte. En général, du fait de

leur inadaptation au milieu, ils ne font pas souche et se trouvent donc en densités très réduites. On peut parler d'espèces accidentelles mais elles n'appartiennent pas à la communauté et n'interviennent pas dans son équilibre. C'est, en fait, le cas de la majorité des espèces trouvées. Seules quelques espèces sont véritablement des agents actifs des communautés étudiées. Nous les avons mises en évidence.

Un grand nombre de thèques sont vides, 86,75 par mg de sol sec dans la chénaie à luzule, 150,14 dans la pessière et 71,32 dans la chénaie à molinie. La signification de ces thèques n'est pas claire. Il doit y avoir sans aucun doute une accumulation de vieilles thèques. Une partie provient d'exuvies, d'autres de Thécamoébiens morts, d'autres sont issues d'un processus de reproduction que nous ne connaissons pas. Beaucoup de ces thèques vides proviennent de biotopes voisins. Comme elles ne sont pas fixées à leur substrat, elles tombent et se mélangent à la faune superficielle et peuvent même se trouver entraînées plus profondément par percolation.

En conclusion, l'analyse des moyennes annuelles de densité souligne, outre l'importance de *Phryganella acropodia* (espèce édaphique par excellence), celle de *Euglyphidion enigmaticum*. Chacun des biotopes se trouve différencié par une espèce qui les caractérise. Citons *Hyalosphenia subflava* dans la chénaie à luzule, *Trigonopyxis arcuata* dans la pessière et *Centropyxis aerophila* var. *sphagnicola* dans la chénaie à molinie. Le peuplement de la pessière est le plus structuré, celui de la chénaie à molinie l'est le moins, celui de la chénaie à luzule occupe une position intermédiaire entre les peuplements des deux autres stations en ce qui concerne la forme du peuplement.

Ces observations ont été faites sur les totaux d'une année entière. Que signifie, en fait, ce « mixage » de données qui ne correspond à rien de tangible dans la réalité ? Ces informations sont précieuses, tout ce chapitre le prouve clairement. Nous pensons qu'à ce titre, il est légitime de comparer les moyennes annuelles de densité (en y mettant la restriction de signification qui s'impose), de la même manière que le météorologiste compare des moyennes annuelles de température, par exemple. Cependant, il est clair qu'un tel procédé masque le facteur dynamique le plus important du peuplement : le rythme propre à chaque espèce. C'est pourquoi nous pensons qu'une telle analyse doit impérativement être complétée par l'étude des dynamiques spécifiques.

### III. — DYNAMIQUE DES PEUPELEMENTS

L'estimation hebdomadaire des densités des individus vivants, des thèques vides, des individus enkystés et de ceux portant un épiphragme dans les trois stations nous a permis d'analyser leur fluctuation au cours d'une année. L'objet de ce paragraphe consiste à décrire l'allure des variations de ces différents aspects des peuplements d'une part et de chercher les relations qui existeraient entre ces différents aspects d'autre part.

Le peuplement thécamoébien, tel qu'il est décrit dans ce chapitre, est la somme de toutes les populations. Considérer uniquement un peuplement aussi divers que les Thécamoébiens comme un tout réagissant globalement serait une erreur car chaque population répond à des exigences écologiques particulières et sa densité varie selon le rythme qui lui est propre. La somme des variations de densités de ces populations masque leurs variations individuelles. C'est pourquoi, bien que nous ayons jugé utile de décrire le peuplement en guise d'introduction, c'est surtout les renseignements recueillis sur les quelques espèces dominantes qui nous paraissent importantes et constructives pour la connaissance de l'écologie des Thécamoébiens. Ces renseignements seront réunis au paragraphe IV.

#### 1) Description de la variation hebdomadaire des densités.

L'analyse des variations saisonnières peut être abordée de différentes manières. Tout d'abord, une simple observation des données hebdomadaires présentées sous forme de graphiques permet de se faire une idée du sens des variations. Ces graphiques ont été tracés en échelle semi-logarithmique comme il convient pour ce type de données où la variabilité est grande et où l'importance écologique

des grosses densités n'est pas toujours proportionnelle à leur valeur absolue, alors que les densités faibles sont toujours signe d'une présence.

Malgré la représentation logarithmique, la variabilité reste grande et les graphiques sont souvent difficiles à lire. En recourant aux moyennes mensuelles, on obtient une image moins informative sans doute, mais plus synthétique du phénomène que nous observons.

Pour la mise en évidence de cycles, surtout ceux dont la nature n'apparaît pas de manière évidente sur les données brutes, nous avons utilisé des graphiques d'autocorrélations. (KENDALL, 1945). Une série de corrélations sont calculées sur des données de densités hebdomadaires du peuplement avec les mêmes données décalées d'une semaine. Ce premier décalage offre une première corrélation. Une nouvelle corrélation est calculée sur les mêmes données décalées, cette fois, de deux semaines. On procède ainsi à autant de décalages que de données pour obtenir une série de corrélation dont le seuil de signification augmente à mesure qu'on décale les données et que le nombre de couples de données diminue.

S'il existe un cycle, les premières corrélations obtenues par les premiers décalages seront positives et assez élevées, la valeur des suivantes diminuera jusqu'à être négatives et assez basses. Si le cycle est court ou si les données s'échelonnent sur un temps assez long, on peut obtenir une alternance de corrélations positives suivies de corrélations négatives. On mesure la durée du cycle par le nombre de décalages qui sépare deux corrélations maximales ou deux corrélations minimales. On peut, si les successions de corrélations sont moins évidentes, compter un demi-cycle entre une corrélation maximale et une corrélation minimale. Il s'avère cependant que les minima ne sont pas toujours à équidistance (en décalage) des maxima, ce qui veut dire que le cycle n'est pas absolument symétrique, la lecture sur demi-cycle ne peut donc être qu'un pis-aller.

Quand les corrélations oscillent autour de zéro, il est évident qu'il n'y a pas de cycle.

Ces calculs représentent un travail très important et il ne nous aurait pas été possible de les faire sans l'assistance de M. J. F. Ponge qui a élaboré ces programmes pour le Centre de Calcul du CNRS.

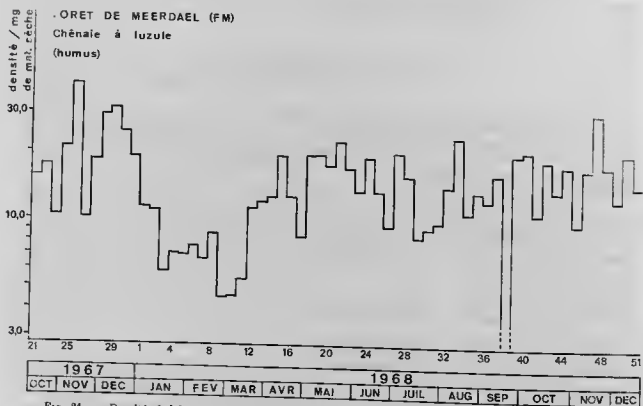


FIG. 21. — Densités hebdomadaires du peuplement de la chênaie à luzule (d'après COÛTEAUX, 1975 a).



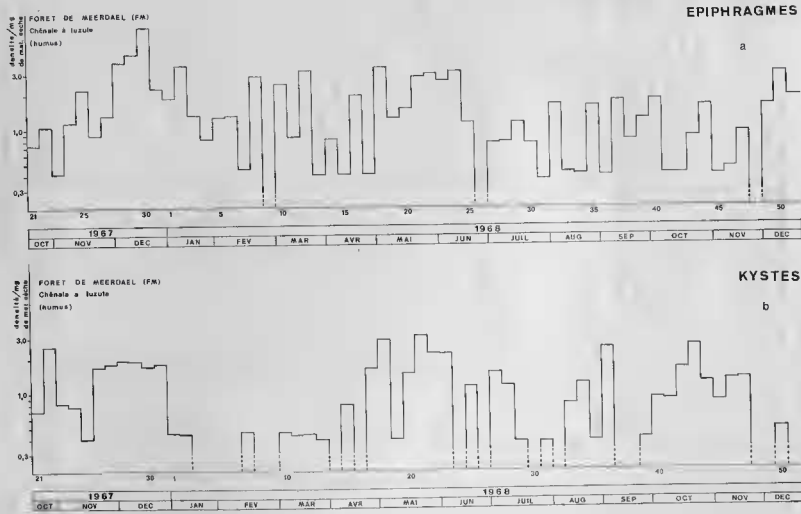


FIG. 22. — Densités hebdomadaires dans la chênaie à luzule a : des individus enkystés ; b : des individus dont la thèque est munie d'un épiphragme,

A) *Forêt de Meerdael* — *Chêne à luzule*.

La variabilité entre deux mesures hebdomadaires successives est grande (fig. 21). Cependant, le minimum de densité se situe à la fin du mois de février avec 4,76 individus par mg du sol sec. Plus tard, les oscillations sont assez fortes. La densité augmente pendant le printemps et diminue pendant l'été sans atteindre les minima du mois de février. C'est pendant les mois de novembre et décembre que le peuplement est le plus dense.

Les kystes (fig. 22 a) suivent la même variation que les individus actifs. Pendant le mois de janvier et de février, ils manquent la plupart du temps. De fin avril à début juin, ils sont plus abondants puis pendant l'été : fin juin, juillet, août, septembre, ils sont assez souvent absents.

Les individus dont les thèques sont munies d'un épiphragme (fig. 22 b) sont les plus abondants pendant les mois d'hiver. En dehors de cette indication, les mesures hebdomadaires brutes sont peu claires. Il semble cependant qu'elles ne correspondent pas à celles des individus vivants et des kystes.

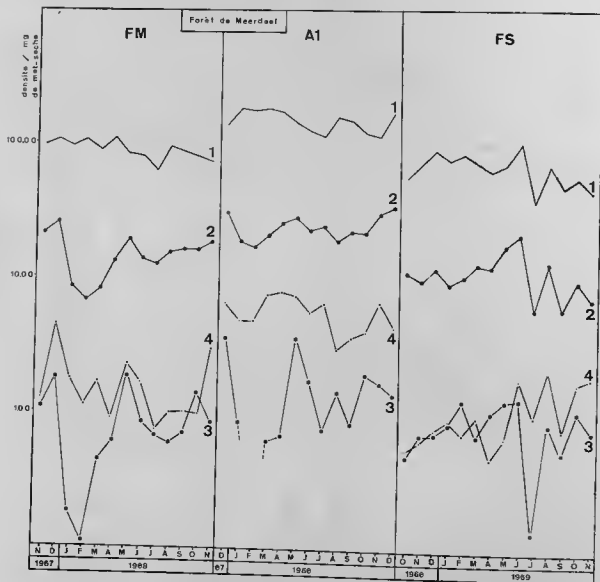


FIG. 23. — Densités moyennes mensuelles des thèques vides (1), des individus vivants (2), des individus enchytrés (3), des individus dont la thèques est munie d'un épiphragme (4) (d'après COÛTEAUX, 1975 a).

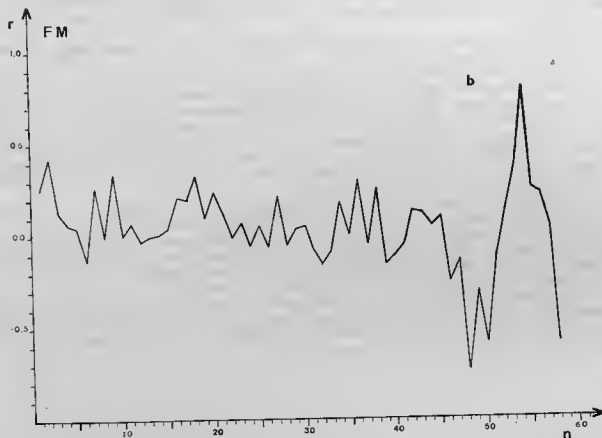
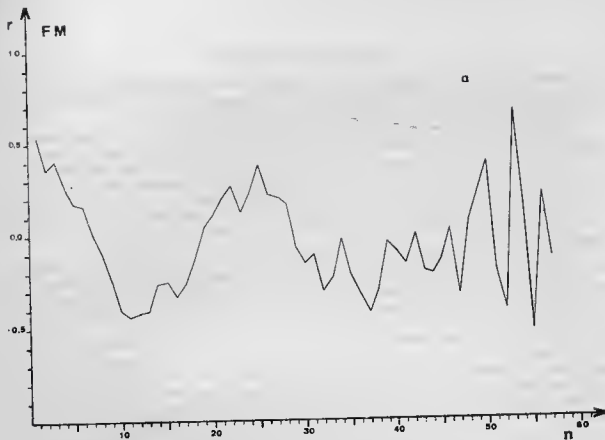


FIG. 24. — Graphe d'autocorrélation dans la chênaie à luzule, a : individus vivants (d'après COÛTEAUX, 1975 a) ; b :  
thèque vides.

Quand les densités hebdomadaires sont assez élevées, la moyenne mensuelle n'apporte pas de renseignements supplémentaires. La représentation des thèques vides (fig. 23) met en évidence la stabilité de leurs densités, indépendantes apparemment des individus vivants.

Les individus enkystés suivent, comme nous l'avons vu, l'allure de la variation globale mais l'échelle logarithmique accentue, pour ces densités plus faibles, le minimum du mois de février.

Les individus dont les thèques sont munies d'un épiphragme sont toujours plus abondants que les individus enkystés. Ceci est dû au fait que *Euglyphidion enigmaticum* forme plus souvent des épiphragmes que des kystes. En effet presque un quart de cette population en est muni. La variation mensuelle des formes à épiphragme ne semble guère évoluer selon un cycle. Si le maximum se situe en décembre, le reste de l'année, la population reste stable et oscille aux environs d'un individu à épiphragme par mg de sol sec.

Le graphe d'autocorrélation des individus vivants (fig. 24 a) témoigne d'un véritable cycle. Nous avons signalé la signification des corrélations par des astérisques. Les corrélations significatives au seuils de 95 %, 99 % et 99,9 % correspondant à une, deux ou trois astérisques. Il ne faut cependant pas accorder à ces seuils une valeur absolue mais concentrer son attention sur l'allure générale de la courbe.

Les corrélations passent d'une manière assez régulière de  $r = + 0,5388^{**}$  à  $r = - 0,4443^{**}$  après 11 décalages. Les corrélations atteignent ensuite  $r = + 0,3818^*$  au 25<sup>e</sup> décalage. La courbe des corrélations amorce une nouvelle descente où  $r = - 0,4205^*$  au 37<sup>e</sup> décalage. A partir d'ici, la signification des corrélations est de plus en plus faible. D'après ces résultats, on peut estimer que la durée d'un cycle est de l'ordre de 25 à 26 semaines, soit six mois. Ceci correspond assez bien avec l'idée que nous avons pu nous faire d'après les données hebdomadaires brutes. Il y aurait deux périodes d'expansion : novembre-décembre et mai-juin et deux périodes moins favorables : février-mars et août-septembre. Il apparaît que le cycle n'est pas absolument symétrique, c'est-à-dire que les périodes à plus faibles densités ne se situent pas exactement à la mi-temps des périodes d'expansion. Ceci se traduit dans le graphe d'autocorrélation par le fait que le 1<sup>er</sup> minimum n'est pas atteint au 13<sup>e</sup> décalage mais au 11<sup>e</sup>.

Les densités des thèques vides (fig. 24 b) ne manifestent pas de cycle. Aucune corrélation n'est significative, elles oscillent toutes autour de 0.

Les kystes (fig. 25 a) présentent un cycle presque aussi typique que celui des individus vivants. On voit que l'information apportée par le calcul des autocorrélations est très intéressante car elle confirme une impression que l'on pouvait tirer des densités hebdomadaires. Ici, les corrélations passent de  $r = + 0,3344^{**}$  à  $r = - 0,3993^{**}$  au 12<sup>e</sup> décalage et remonte jusqu'à  $r = 0,3677^*$  au 22<sup>e</sup> décalage. Au 33<sup>e</sup> décalage, la corrélation est négative :  $r = - 0,4115^*$  puis au 45<sup>e</sup> décalage, la corrélation monte à  $r = + 0,6065^*$ . Ceci correspond, à peu de chose près à l'évolution des autocorrélations des individus vivants mais les valeurs, tout en étant significatives, sont moins élevées. Le cycle serait de 22 semaines.

Les variations de densité des individus dont la thèque est munie d'un épiphragme (fig. 25 b) sont manifestement moins remarquables que celles des individus vivants et celles des kystes. Les valeurs de corrélations obtenues sont moins élevées, aucune n'est significative. Cependant, si on compare ce graphe à celui des thèques vides (qui ne présente pas de cycle), l'allure en est fondamentalement différente. Ici, on a une alternance de corrélations positives et de corrélations négatives qui font penser à une variation cyclique dont la durée serait, elle aussi, de 25 semaines.

Ainsi, dans la chaîne à luzule, les individus vivants, les kystes et sans doute les individus dont la thèque est munie d'épiphragme paraissent rythmés sur des niveaux de densités qui se reproduisent de 6 en 6 mois. On peut donc espérer voir ici, l'influence de facteurs saisonniers. Nous aurons l'occasion d'analyser ces relations plus loin, dans le paragraphe IV.

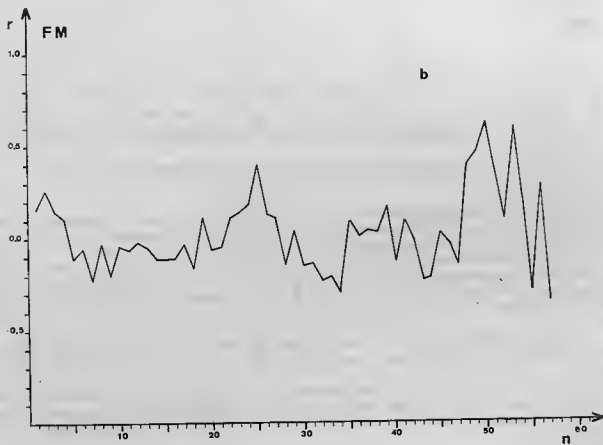
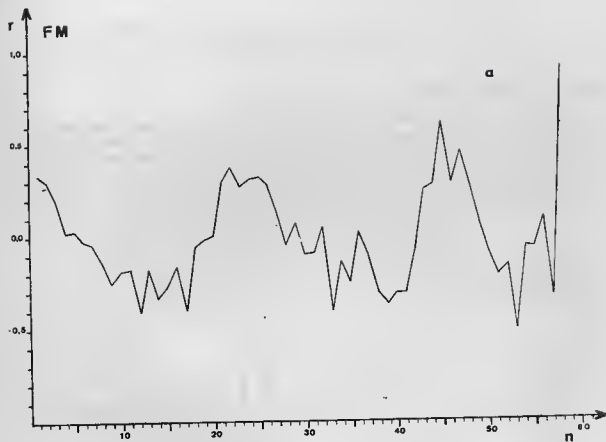


FIG. 25. — Graphe d'autocorrélation dans la chénaie à luzule, a : individus enkystés, b : individus dont la tête est munie d'un épipharynx.

## B) Forêt de Meerdael — Pessière.

Dans la pessière où la densité annuelle moyenne est bien plus élevée que dans la chênaie à luzule, les variations sont moins grandes entre les mesures hebdomadaires successives aussi bien qu'entre les saisons (fig. 26). Le point minimal (11,36 individus par mg de sol sec) se situe dans la 1<sup>re</sup> semaine de janvier et on peut dire qu'une période à faible densité se prolonge de janvier-février à début mars. Le point maximal est atteint en novembre avec 45,47 individus par mg de sol sec. Entre ces deux périodes, on devine une oscillation dont le maximum se situerait en mai-juin et le minimum en août. Ce cycle, bien que moins accentué paraît assez comparable à celui de la chênaie à luzule.

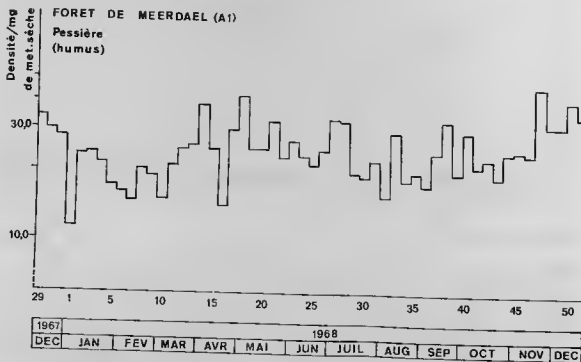


FIG. 26. — Densités hebdomadaires du peuplement de la pessière (d'après COÛTEAUX, 1975 a).

Les kystes (fig. 27 a) sont absents en février. En juillet, ils sont rares (0,33 individus enkystés par mg de sol sec). En fin octobre, début novembre, leur présence est sporadique. Au mois de mai, la densité atteint 5,08 individus par mg de sol sec, ce qui constitue un maximum.

Il y a des individus munis d'un épiphragme, toute l'année (fig. 27 b). Leur cycle est peu évident, cependant deux points minimaux apparaissent, l'un en janvier avec 1,49 individus par mg de sol sec l'autre en août avec 1,15 individus. Les maxima se situent en avril avec 14,51 individus et en mai avec 13,37 individus. La période automnale et le début de l'hiver sont des saisons où la densité reste stable.

Les quatre courbes de moyennes mensuelles (fig. 52) sont très distinctes et dominent, chacune dans leur groupe, les courbes des autres stations, ainsi que le signifiaient déjà les densités moyennes annuelles.

La courbe des thèques vides est quasi horizontale. Celle des individus vivants manifeste la même variation que dans la chênaie à luzule mais en plus atténué : minima en février et en août, maxima en mai et en décembre. Les individus dont la thèque est munie d'un épiphragme paraissent suivre

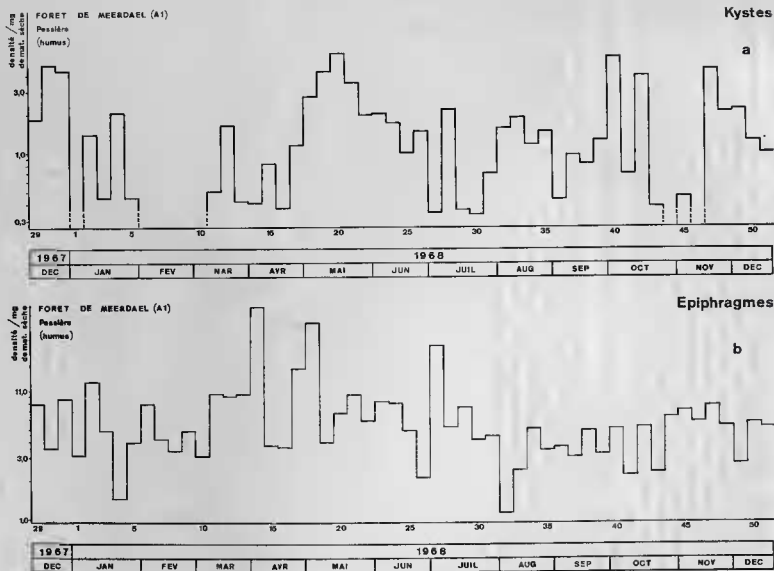


FIG. 27. — Densités hebdomadaires dans la peSSIÈRE, a : individus enkystés, b : individus dont la thèque est munie d'un épiphragme.

l'allure du cycle des individus vivants avec minima en janvier-février et en août. On peut encore attribuer à *Euglyphidion enigmaticum* la principale responsabilité de ce cycle du fait de sa dominance très accentuée.

Les individus enkystés répondent approximativement au même modèle de variation mais leurs densités sont toujours moins élevées que celles des individus munis d'épiphragme.

Le graphe d'autocorrélation des individus vivants (fig. 28 a) fait nettement apparaître le cycle ébauché par les données brutes. Les corrélations vont de  $r = +0,3442$  à  $r = -0,4052$  au 17<sup>e</sup> décalage. Après 22 décalages, les corrélations passent à une série positive dont le maximum est atteint au 29<sup>e</sup> décalage avec  $r = +0,4958$ . A partir du 37<sup>e</sup> décalage, les corrélations sont de nouveau négatives. On peut donc penser que le cycle est un peu plus long dans la pessière que dans la chênaie à luzule, soit que sa durée serait de 29 semaines avec une asymétrie entre les parties ascendantes et descendantes du cycle.

Comme pour la chênaie à luzule, le graphe d'autocorrélation des thèques vides confirme l'absence de variation cyclique (fig. 28 b).

Le cycle des kystes (fig. 29 a) est assez clair. Les corrélations vont de  $r = +0,3909^{**}$  à  $r = -0,4800^{**}$  au 11<sup>e</sup> décalage. Les corrélations des 10<sup>e</sup>, 12<sup>e</sup> et 13<sup>e</sup> décalages sont significatives à 95 %. Au 21<sup>e</sup> décalage, la corrélation atteint  $r = +0,3233$ . Au-delà de ces mesures, les corrélations oscillent sans ordre et on ne peut en tirer d'informations. De toute manière, on peut penser que la durée du cycle est de 21 à 22 semaines, soit manifestement plus courte que celle de l'ensemble des individus vivants.

Le cycle des individus dont la thèque est munie d'un épiphragme (fig. 29 b) n'est, quant à lui, pas apparent.

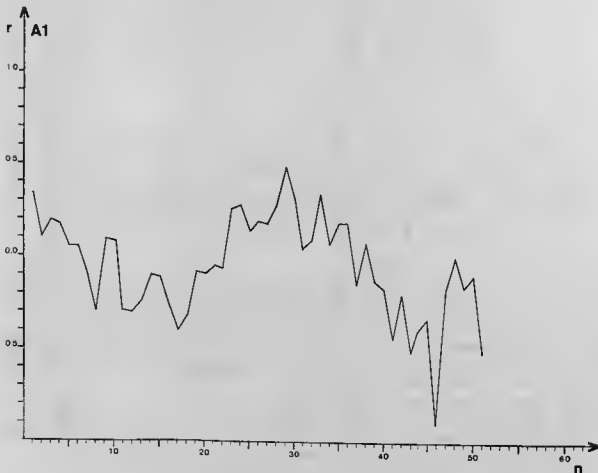


FIG. 28 a



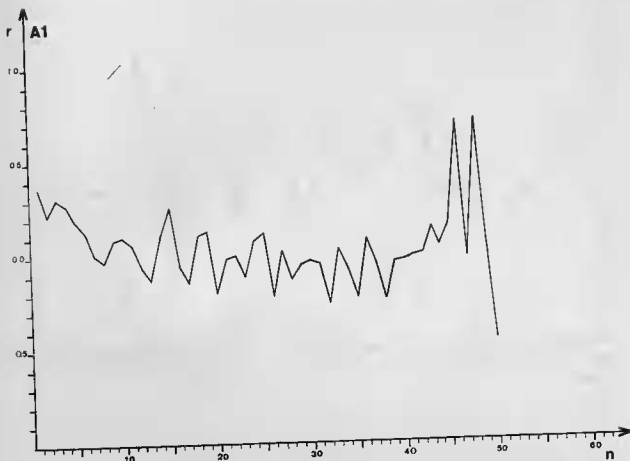


FIG. 28 b

FIG. 28. — Graphe d'autocorrélation dans la peissière, a : individus vivants (d'après COÛTEAUX, 1975 a) ; b : thèques vides.

Dans la peissière, les cycles se présentent différemment de ceux de la chénaie à luzule voisine. Pour les individus vivants leur durée est plus longue ; et de ce fait, ne paraît pas induite par un phénomène saisonnier. Pour les kystes, le cycle est plus court mais moins évident. Les individus dont la thèque est munie d'un épiphragme n'en présentent pas. Rappelons la structure de la communauté thécamoebienne de la peissière, fortement dominée par une espèce : *Euglyphidion enigmaticum*, c'est donc chez elle qu'il faudra chercher l'interprétation des cycles du peuplement.

### C) Forêt de Sénart — Chénaie à molinie.

Dans la chénaie à molinie, la moyenne annuelle est, à peu de chose près, équivalente à celle de la chénaie à luzule. Cependant, l'allure du cycle (fig. 30) est franchement très différente. Si, lors d'un échantillonnage de février, le nombre d'individus vivants n'est que de 3,70 par mg de sol sec, le reste de la période hivernale ne se présente pas comme défavorable. Les densités oscillent autour de la dizaine par mg de sol sec. C'est en juillet et puis en septembre avec 2,38 individus vivants par mg de sol sec que les minima sont les plus accentués. La période de juin et juillet est celle où les densités sont les plus élevées.

Contrairement aux autres stations, la densité des individus dont la thèque est munie d'un épiphragme est quasi égale à celle des individus enkystés. Aucun cycle n'apparaît visiblement sur les deux courbes si ce n'est une diminution de kystes pendant le mois de juillet. (fig. 31 a et b).

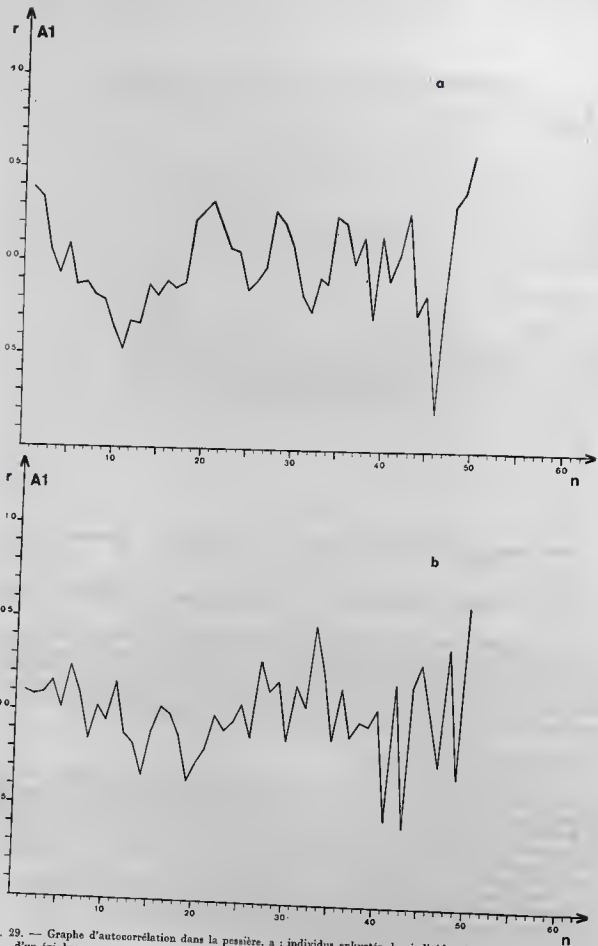


FIG. 29. — Graphe d'autocorrélation dans la pessièrre, a : individus enkystés, b : individus dont la thèque est munie d'un épiphragme.

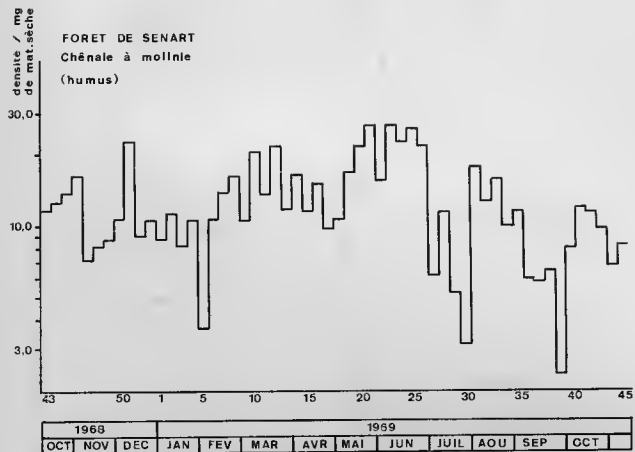


FIG. 30. — Densités hebdomadaires du peuplement de la chénaie à mollie (d'après Coûtreaux, 1975 a).

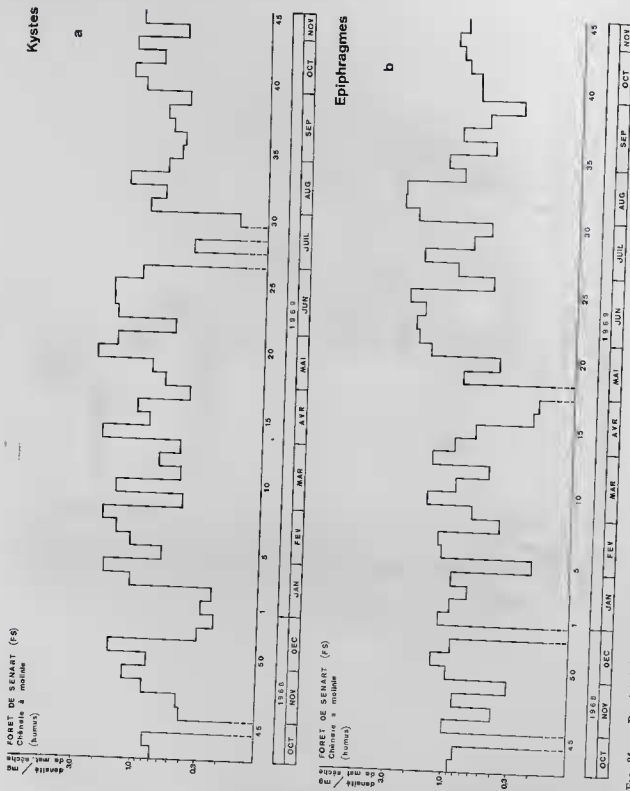


FIG. 31. — Densités hebdomadaires dans la chénopée à mobile, a : individus enkystés, b : individus dont la tête est munie d'un épiphragme.

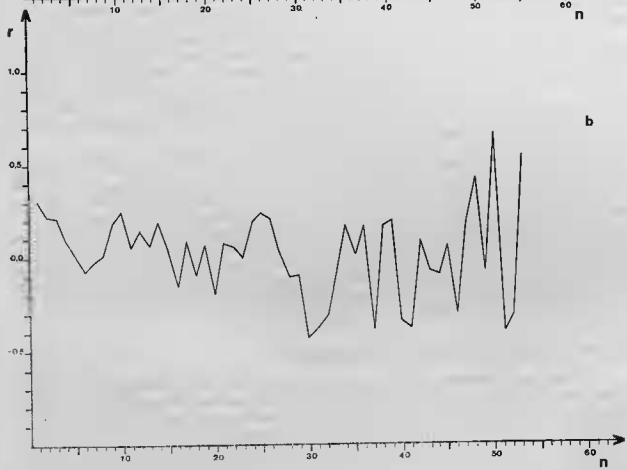
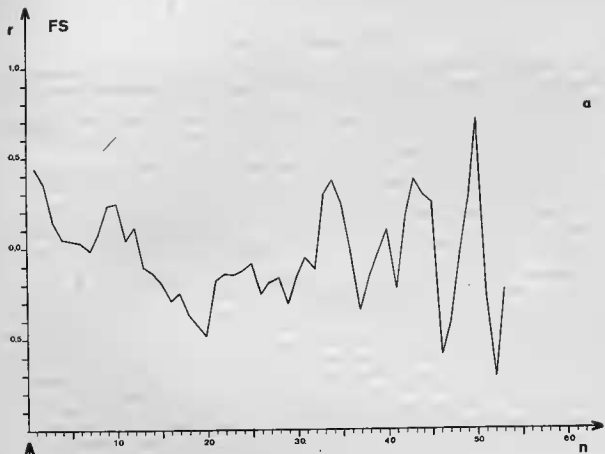


FIG. 32. — Graphe d'autocorrélation dans la obénaie à molinie, a : individus vivants (d'après COÛTEAUX, 1975 a) ; b : thèques vides.

Les moyennes mensuelles montrent que les variations des individus vivants sont faibles en début d'observation et s'accroissent vers l'automne. Les thèques vides suivent approximativement l'allure du cycle des individus vivants (fg. 23).

Les densités des individus enkystés ainsi que ceux dont la thèque est munie d'un épiphragme sont presque égales aussi leurs courbes de moyennes mensuelles se croisent-elles fréquemment. Il n'y a pas de cycle de variation très apparent.

Le graphe d'autocorrélation des individus vivants (fig. 32 a) est intéressant. Les corrélations commencent par  $r = +0,4391^{**}$  et restent positives jusqu'au 12<sup>e</sup> décalage tout en restant assez proche de zéro puis entre le 12<sup>e</sup> et le 32<sup>e</sup> décalage, les corrélations sont négatives avec un minimum de  $r = -0,4942^{**}$  au 20<sup>e</sup> décalage. Toutes les corrélations du 16<sup>e</sup> au 20<sup>e</sup> décalage sont significatives. Au fur et à mesure des décalages, les corrélations deviennent très variables et leur signification, faible. On peut sans doute estimer la durée d'un 1/2 cycle à 20 semaines. Le cycle complet serait alors de 40 semaines.

Comme dans les autres stations, les thèques vides (fig. 32 b) ne présentent pas de cycles. En définitive, cette observation n'a rien d'étonnant dans la mesure où les exuvies ne sont pas instantanément détruites par le milieu. Le fait qu'elles soient, en moyenne, six fois plus abondantes que les individus vivants montrent que le temps nécessaire à leur dégradation est au moins six fois plus élevé que leur longévité moyenne ou la durée entre deux phénomènes sexuels successifs, libérant des thèques vides. Remarquons que si l'on admet le processus hypothétique de Bonnet (1964), une grande thèque contenant 8 kystes libérerait, après développement de ses kystes en petits individus et copulation, au moins 4 petits thèques vides. On peut donc imaginer qu'un tel type de reproduction produit, à partir d'un individu, 4 individus vivants et 4 thèques vides. Il est cependant encore difficile d'interpréter, avec les données dont on dispose aujourd'hui, la densité des thèques vides. On voit néanmoins que la fluctuation saisonnière n'existe pas. Ceci permet de dire que le stock de thèques vides se conserve plus longtemps que ne durent les saisons qui induisent les cycles des Thécamoebiens vivants.

Le graphe d'autocorrélation des kystes est très différent de ceux que nous avons vu jusqu'à présent (fig. 33 a). Les valeurs des corrélations ne sont pas très élevées; cependant il apparaît une alternance assez rapprochée de corrélations négatives et positives. Les corrélations se succèdent de la manière suivante : au départ,  $r = +0,2559$ ; au 5<sup>e</sup> décalage,  $r = -0,1518$ ; au 10<sup>e</sup>,  $r = +0,2090$ ; au 14<sup>e</sup>,  $r = -0,2388$ ; au 17<sup>e</sup>,  $r = +0,2857$ ; au 24<sup>e</sup>,  $r = -0,2934$ ; au 27<sup>e</sup>,  $r = +0,2554$ ; au 32<sup>e</sup>,  $r = -0,4885^{*}$ ; au 37<sup>e</sup>,  $r = +0,5732^{*}$ ; au 41<sup>e</sup>,  $r = -0,5398^{*}$ . Bien que la régularité ne soit pas absolue, la durée du cycle peut être évaluée à 9 semaines.

Les individus dont la thèque est munie d'un épiphragme présentent une variation analogue (fig. 33 h) mais la durée du cycle n'est pas absolument identique. En effet, partant de  $r = +0,4376^{**}$  les corrélations passent par  $r = -0,1723$  au 5<sup>e</sup> décalage,  $r = +0,3516^{*}$  au 9<sup>e</sup> décalage,  $r = +0,3055^{*}$  au 12<sup>e</sup> décalage,  $r = -0,1916$  au 14<sup>e</sup> décalage,  $r = +0,3346$  au 21<sup>e</sup> décalage,  $r = 0,2256$  au 29<sup>e</sup> décalage. Le cycle est donc un peu plus long que celui des kystes, soit une dizaine de semaines.

Les variations de la chaîne à molinie se présentent différemment de celles observées en Forêt de Meerdael. Ainsi la durée du cycle des individus vivants est très longue, soit 40 semaines, celle des kystes et des individus dont la thèque est munie d'un épiphragme est très courte au contraire : 9 semaines chez les kystes, 10 semaines chez les individus dont la thèque est munie d'un épiphragme. Il est évident que cette variation n'apparaît pas par l'analyse des moyennes mensuelles et démontre la nécessité d'une analyse au moins hebdomadaire telle que nous l'avons faite.

## 2) Relations internes entre divers aspects des peuplements.

Il nous a paru intéressant de comparer divers aspects d'un même peuplement : les individus vivants avec les exuvies, les individus enkystés avec les individus dont les thèques sont munies d'un épiphragme. Si l'indépendance est manifeste entre ces différents groupes pour les stations de la Forêt de Meerdael, il n'en est pas de même pour la Forêt de Sénart.

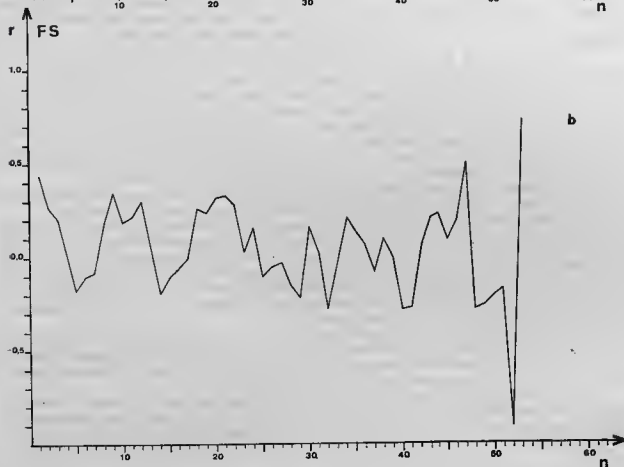
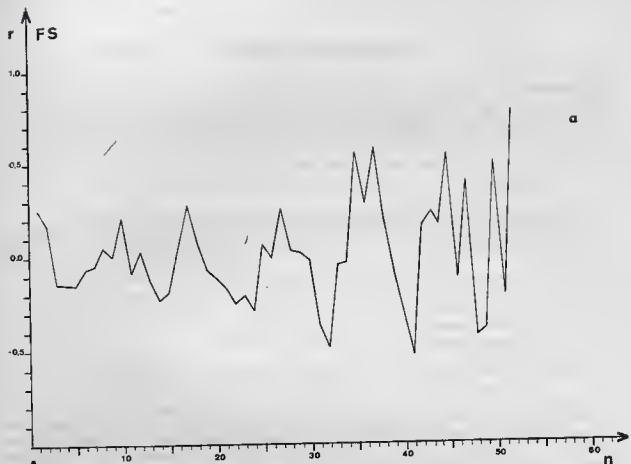


FIG. 33. — Graphe d'autocorrélation dans la chênaie à molinie, a : individus enkystés ; b : individus dont la thèque est munie d'un épiphragme (d'après COÛTEAUX 1975 a).

A) *Relations entre les individus vivants et les thèques vides.*

Les thèques vides sont les plus abondantes dans les sols et la plupart des auteurs utilisant des méthodes d'extraction par flottation n'ont pas pu faire la distinction entre les individus vivants au moment de l'échantillonnage et les anciennes exuvies ou les coques d'individus morts. Nous pensons qu'il était nécessaire de voir dans quelle mesure cette distinction est indispensable dans une étude des cycles saisonniers.

TABLEAU 13. : Corrélations entre les individus vivants et les thèques vides et entre les kystes et les individus dont la thèque est munie d'un épiphragme, pour la chénaie à luzule (FM), la pessière (A<sub>1</sub>) et la chénaie à molinie (FS).

	FM	A <sub>1</sub>	FS
Individus vivants × thèques vides	0,0647	0,0242	0,6623 ***
Kystes × épiphragmes	0,1730	0,0781	0,3237 *

Les corrélations effectuées sur les données de densités d'individus vivants et de thèques vides (Tableau 13) donnent les résultats suivants : dans la chénaie à luzule et dans la pessière, la relation n'existe pas. Ce fait coïncide, bien sûr, avec la différence nette entre les graphes d'autocorrélation des individus vivants et des thèques vides dans les deux biotopes. Seule la courbe saisonnière des individus vivants nous donne l'image d'une variation cyclique. Les thèques vides ne nous donnent aucun renseignement.

En Forêt de Sénart, dans la chénaie à molinie, il en est autrement. Le coefficient de la corrélation est élevé. Cependant, rappelons-nous les graphes d'autocorrélation. Si le cycle des individus vivants est moins évident ici qu'en Forêt de Meerdael, celui des thèques vides n'existe pas. Comment expliquer une corrélation aussi forte ? En fait, le cycle des individus vivants, en Forêt de Sénart, serait de 40 semaines, ce qui fait presque un an. Dans l'ensemble, la variation est minime mais on a vu que pendant la période de sécheresse automnale de 1969, la densité des individus vivants a diminué brusquement. Cependant, les thèques vides ont aussi disparu en grande partie pendant cette période. Serait-ce l'alternance d'humidité et de sécheresse qui aurait entraîné la dégradation des thèques vides ?

Deux facteurs différencient le peuplement de la Forêt de Sénart de ceux de la Forêt de Meerdael.

1<sup>o</sup> la densité : en Forêt de Sénart, la densité des individus vivants est la plus faible ;  
2<sup>o</sup> le pourcentage des individus vivants par rapport au total de thèques rencontrées : celui-ci est plus élevé en Forêt de Sénart. Ceci permet de supposer que la dégradation des thèques vides se fait de manière plus active en Forêt de Sénart. On verrait ainsi les thèques les plus anciennes désintégrées et le cycle des exuvies correspondre avec celui dont il est issu : le cycle des individus vivants.

En Forêt de Meerdael, au contraire, la couche humique considérable est peu favorable à la destruction des thèques. Le cycle de celles-ci tend à ne plus être affecté par les variations saisonnières mais à fixer une image moyenne du peuplement.

Notons que ce procédé est particulièrement intéressant car il permet une analyse très objective des données temporelles. Les séries analysées sont, cependant, très courtes puisque la plupart ne contient qu'un ou deux cycles. L'analyse mathématique aurait pu être poussée plus loin si les données s'étaient mieux présentées et si l'information écologique en avait été accrue.

Enfin, l'analyse des relations internes entre divers aspects du peuplement nous a montré que ces relations n'existent qu'en Forêt de Sénart où la densité des thèques vides est en corrélation avec celle des individus vivants et la densité des kystes avec celle des individus dont la thèque est munie d'un épiphragme.



Rappelons pour terminer que l'étude des cycles des peuplements est introductive à une étude spécifique. En effet, les variations cycliques des peuplements sont la somme des variations saisonnières de toutes espèces qui les composent et donc une vue globale d'un phénomène dont l'origine est spécifique. L'étude de la dynamique des populations que nous allons détailler maintenant, déterminera la participation de chaque espèce à la variation générale du peuplement.

B) *Relations entre les kystes et les individus dont les thèques sont munies d'un épiphragme.*

Avant d'étudier ces corrélations, rappelons qu'en général, le cycle des kystes suit dans une large mesure l'allure de l'ensemble des cycles des individus vivants alors que les individus dont la thèque est munie d'un épiphragme n'ont pas de cycle très net, en Forêt de Meerdael. Les cycles sont, par contre, assez particuliers en Forêt de Sénart.

Les corrélations entre ces deux aspects des peuplements répond bien à cette observation. Seule la corrélation entre les kystes et les individus dont la thèque est munie d'un épiphragme de la Forêt de Sénart est significative au seuil de 95 %. On se rappelle les petits cycles de 9 à 10 semaines qui y apparaissent.

Cependant, en général, le comportement des individus dont la thèque est munie d'un épiphragme ne s'apparente pas à celui des kystes. Alors que ceux-ci sont peu liés aux conditions extérieures (on le verra plus loin), les épiphragmes sont en corrélation avec celles-ci dans les deux chênaies.

La formation d'un épiphragme n'est pas un phénomène lié à l'enkystement et elle est fréquente sans que l'enkystement s'en suive. Son rôle de protection a été souligné précédemment.

Par contre, l'enkystement est ici d'une autre nature. La plupart des kystes sont multiples. On peut donc supposer qu'ils interviennent dans la reproduction mais que ce phénomène, tout en étant cyclique soit, en Forêt de Meerdael, indépendant de la saison. En Forêt de Sénart, le déterminisme des cycles de 9 à 10 semaines nous est inconnu.

Nous avons abordé ici l'étude des variations saisonnières et donc de la dynamique des peuplements par l'analyse des densités hebdomadaires et de leurs moyennes mensuelles.

Nous avons, ensuite, utilisé une méthode d'autocorrélations pour tester l'existence de cycles.

## IV. — DYNAMIQUE DE QUELQUES POPULATIONS

Le tableau des densités (Tableau 11) a montré l'importance de chaque espèce dans les trois peuplements. Toutes n'en font pas véritablement partie. Certaines n'apparaissent que très sporadiquement, c'est pourquoi nous n'en parlerons pas ici. Trente et une espèces seront analysées en vue de déterminer leur fluctuations temporelles.

Pour les espèces les plus abondantes, les autocorrélations ont été calculées par M. J. F. Ponge. Cependant, quand le nombre de présence est insuffisant, ce calcul n'a pas de signification. Pour les espèces moins abondantes, nous n'étudierons les variations saisonnières que sur la base des moyennes mensuelles. Comme pour l'étude dynamique des peuplements, nous essayerons d'interpréter les données de densité en fonction des facteurs écologiques (3<sup>e</sup> partie, § V).

1) *Centropyxis aerophila* var. *sphagnicola*.

## a) Chênaie à luzule.

Les moyennes mensuelles (fig. 34) montrent que dans la chênaie à luzule, pendant les mois de novembre et de décembre 1967, cette espèce est assez bien représentée (0,79 individus vivants par

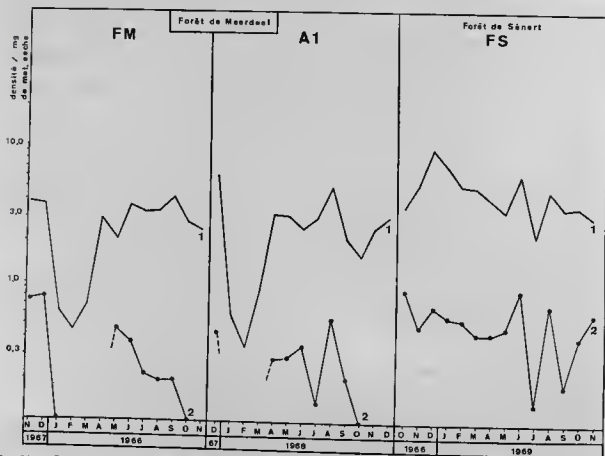


FIG. 34. — Densités moyennes mensuelles de *Centropyxis aerophila* var. *sphagnicola* thèques vides (1), individus vivants (2) dans les trois stations.

mg de sol sec). En février-mars-avril, l'espèce est absente et ce n'est qu'en mai-juin qu'elle reprend un essor (avec 0,46 individus vivants par mg de sol sec) puis diminue petit à petit, dans les mois suivants.

En novembre 1968, l'espèce est absente contrairement à l'année précédente. Les données du mois de novembre des deux années ne paraissent pas être très différentes mais on sait que l'impact des effets écologiques n'est pas nécessairement instantané.

#### b) Pessière.

L'espèce est moins représentée. Elle est absente en janvier-février-mars 1968 et en novembre-décembre 1968, ce qui correspond à peu près aux variations dans la chénaie à luzule. Les maxima sont moins élevés que dans la chénaie à luzule. Nous avons rencontré quelques épiphragmes en juillet et des kystes en septembre.

Les thèques vides sont toujours abondantes mais leur densité diminue pendant les mois d'hiver comme dans la chénaie.

#### c) Chénaie à molinie.

*Centropyxis aerophila* var. *sphagnicola* est bien mieux représentée ici que dans les autres stations aussi avons nous jugé utile de présenter ici le cycle complet de l'espèce et l'analyse autocorrélative.

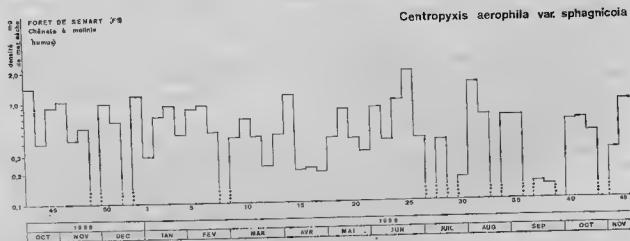
Le cycle de l'espèce, sur la base de densités hebdomadaires (fig. 35), montre une variabilité toujours assez importante cependant, dès le mois de juillet 1969, il y a des échantillonnages dépourvus de *Centropyxis aerophila* var. *sphagnicola* et en septembre 1969, l'espèce devient rare. On verra plus loin l'incidence de l'humidité actuelle sur ce phénomène.

Pendant la période mars, avril, mai et juin, l'espèce est présente de manière permanente et sa densité fluctue dans un sens croissant dont le maximum est atteint au mois de juin avec 1,96 individus par mg de sol sec. Il s'agit vraisemblablement de la période d'expansion printanière.

Les moyennes mensuelles (fig. 34) soulignent principalement les périodes où la densité est faible, il s'agit des mois de juillet et de septembre.

Dans ce biotope, les kystes et les individus dont la thèque est munie d'un épiphragme sont bien représentés. On rencontre des kystes toute l'année, sauf au mois de mars et au mois de juillet et c'est au mois de janvier que la densité est la plus élevée. Les individus dont la thèque est munie d'un épiphragme sont moins fréquents, on en rencontre le plus souvent de juin à septembre.

*Centropyxis aerophila* var. *sphagnicola* est sensible à l'hiver de la Forêt de Meerdael et à la sécheresse automnale de la Forêt de Sénart. Il semble donc qu'elle réponde aux exigences de l'ensemble des peuplements dans les différents biotopes. C'est une espèce franchement édaphique craignant la sécheresse, qu'elle soit réelle ou physiologique.



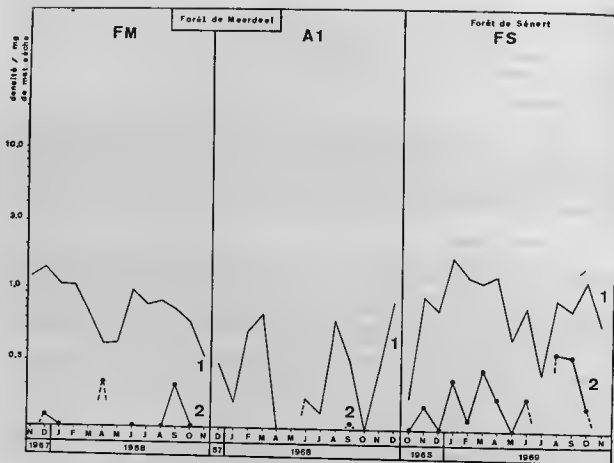


FIG. 36 a

2) *Centropyxis orbicularis* (fig. 36 a).a) *Chênaie à luzule.*

Cette espèce est peu fréquente. On ne peut pas parler de variation cyclique étant donné sa présence trop sporadique. Il y a des thèques vides pendant toute l'année mais nous n'avons rencontré ni kystes ni épiphragmes.

b) *Pessière.*

Nous avons trouvé quelques individus vivants au mois de septembre mais il y a des thèques vides toute l'année. *Centropyxis orbicularis* n'appartient pas à ce biotope mais déjà son existence dans la chênaie à luzule voisine peut justifier la présence de quelques thèques vides. De plus, le voisinage de nombreux biotopes de mousses explique l'abondance de ces exuvies dans l'humus.

c) *Chênaie à molinie.*

Bien que la densité soit toujours faible, l'analyse des moyennes mensuelles montre que cette espèce est plus abondante pendant les mois d'août et de septembre (0,36 individus vivants par mg de sol sec). Contrairement à l'ensemble du peuplement, la sécheresse du mois de septembre n'affecte pas l'évolution de la population. On remarquera qu'au mois de juillet, l'espèce est absente ce qui est à rapprocher de la diminution de densité de *Centropyxis aerophila* var. *sphagnicola* pendant la même période. Les thèques vides sont toujours plus abondantes que les individus vivants. En juin et en août, nous avons rencontré des kystes, en juin, des individus dont la thèque est munie d'un épiphragme. Notons que la chance de rencontrer des individus enkystés ou dont la thèque est munie d'un épiphragme est évidemment proportionnelle à la densité des individus vivants.

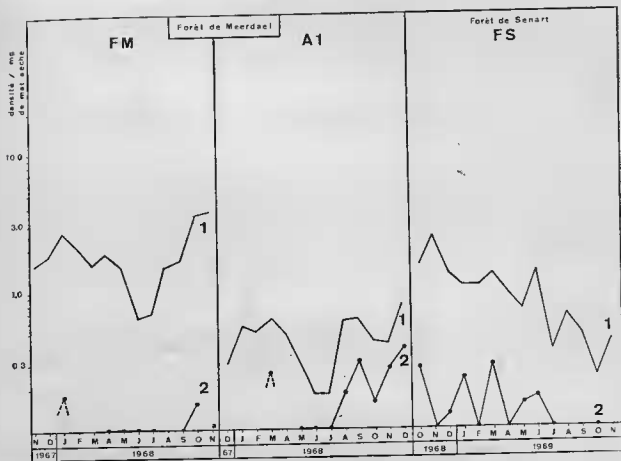


FIG. 36 b

FIG. 36. — Densités moyennes mensuelles : thèques vides (1), individus vivants (2) dans les trois stations, a : *Centropyxis orbicularis* ; b : *Centropyxis sylvatica*.

### 3) *Centropyxis sylvatica* (fig. 36 b).

#### a) Chênaie à luzule.

L'espèce est un peu mieux représentée que *Centropyxis orbicularis*. Elle est surtout absente en octobre-novembre 1967 et janvier-février 1968. On ne peut cependant pas établir de cycle à proprement parler car la densité est trop faible, la moyenne mensuelle n'atteint que 0,18 individus en janvier. Les thèques vides sont toujours bien plus abondantes. Des kystes ont été observés en août 1968.

#### b) Posaière.

La densité est légèrement plus élevée qu'en chênaie à luzule. La période hivernale est la moins favorable. Par contre, l'automne 1968 amène un développement plus important de la population avec 0,31 individus vivants par mg de sol sec. Les thèques vides sont encore plus abondantes qu'en chênaie à luzule. Nous n'avons rencontré ni kystes, ni épiphragmes.

#### c) Chênaie à molinie.

Le cycle de l'espèce correspond assez bien au cycle général, avec un maximum de 0,28 individus vivants par mg de sol sec, en mars. La sensibilité à la sécheresse est évidente car dès le mois d'août, l'espèce est absente. Les thèques vides sont présentes toute l'année. Il y a quelques individus enkystés en janvier, en mars et en juin mais jamais d'individus dont la thèque est munie d'un épiphragme.

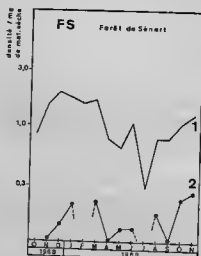
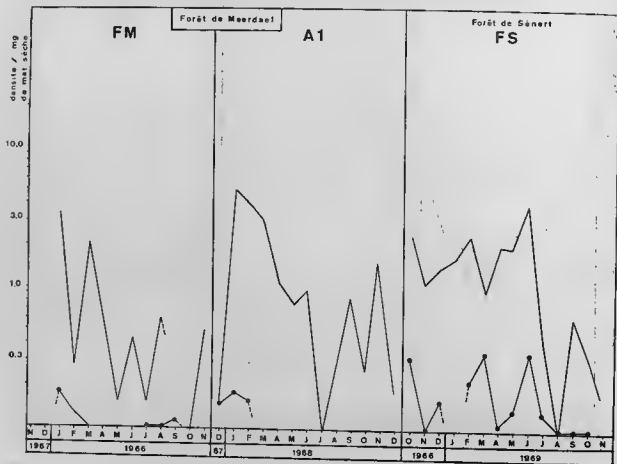


FIG. 37. — Densités moyennes mensuelles : thèques vides (1), individus vivants (2) dans les trois stations, a : *Centro-pyxis sylvatica* var. *minor*, b : *Phagiopyxis callida*.

*Centropyxis sylvatica*, bien que peu représentée, est assez constante ainsi que le montre l'analyse des densités mensuelles. Elle est sensible à la sécheresse, tant celle due au froid que celle due au manque d'eau:

4) *Centropyxis sylvatica* var. *minor* (fig. 37 a).

a) Forêt de Meerdael.

La densité de cette espèce est peu élevée en Forêt de Meerdael et nous ne disposons pas d'assez de données pour faire une analyse saisonnière. Nous avons rencontré quelques kystes en novembre dans la pessière.

b) Forêt de Sénart.

Dans la chênaie à molinie, la densité est à peine un peu plus élevée qu'en Forêt de Meerdael. Bien qu'il y ait diverses périodes de faible densité, on notera particulièrement celle d'août-septembre 1969 qu'on trouve chez beaucoup d'autres espèces. Les densités atteignent au maximum 0,36 individus au mg de sol sec en mars et 0,35 en juin. Nous avons rencontré des kystes en octobre et en juin 1969 c'est-à-dire pendant les mois où la densité des individus vivants est la plus élevée.

Des densités aussi faibles sont la plupart du temps difficilement interprétables mais il semble que cette espèce se comporte comme la majorité des autres.

5) *Plagiopyxis callida*.

Rare dans les stations de la Forêt de Meerdael, cette espèce est assez bien représentée en Forêt de Sénart (fig. 37 b). Il y a des individus vivants presque toute l'année sauf au mois d'octobre 1968, février et juillet 1969 quant aux thèques vides, elles sont présentes tout au long de l'année.

6) *Plagiopyxis declivis*.

Cette espèce est dominante dans les trois stations. Nous en ferons donc une étude plus approfondie, étude d'autant plus intéressante que *Plagiopyxis declivis* caractérise véritablement l'humus de sol évolué.

a) Chênaie à luzule.

La courbe de densité hebdomadaire (fig. 38 a) met en évidence quelques périodes caractéristiques. On voit qu'en octobre et novembre 1967, les densités sont assez élevées, en janvier et février, la densité est faible et l'espèce est absente dans deux échantillonnages du mois de février, ce qui correspond à la période la plus froide à Meerdael.

En mars-avril-mai, la densité augmente progressivement et pendant les mois qui suivent, elle est moins importante et les échantillonnages où elle est absente sont plus fréquents.

Les moyennes mensuelles (fig. 39) reproduisent de manière très nette ces deux minima et ces deux maxima. On retrouve chez cette espèce l'allure générale de la variation saisonnière de l'ensemble du peuplement. Les thèques vides sont toujours à densité constante et supérieure aux individus vivants.

Les autocorrélations (fig. 40 a) ne sont pas très élevées, cependant le graphique qui les représente fait apparaître le caractère semestriel du cycle. On voit, en effet, les corrélations passer de  $r = + 0,3505$  à  $r = - 0,2799$  au 14<sup>e</sup> décalage. Aux décalages suivants, les corrélations augmentent progressivement sans plus atteindre de seuil de signification. Notons seulement qu'au 27<sup>e</sup> décalage,  $r = + 0,3235$ . Cette corrélation n'est pas significative mais s'inscrit dans une évolution générale du cycle que les données brutes et les moyennes mensuelles laissaient présumer.

La durée du cycle peut être estimée à deux fois 14 semaines (soit 28 semaines). Ceci est assez approchant du cycle du peuplement total puisque celui-ci était estimé à 26 semaines soit 6 mois. On peut donc considérer *Plagiopyxis declivis* comme une espèce à la base de l'évolution générale du peuplement.

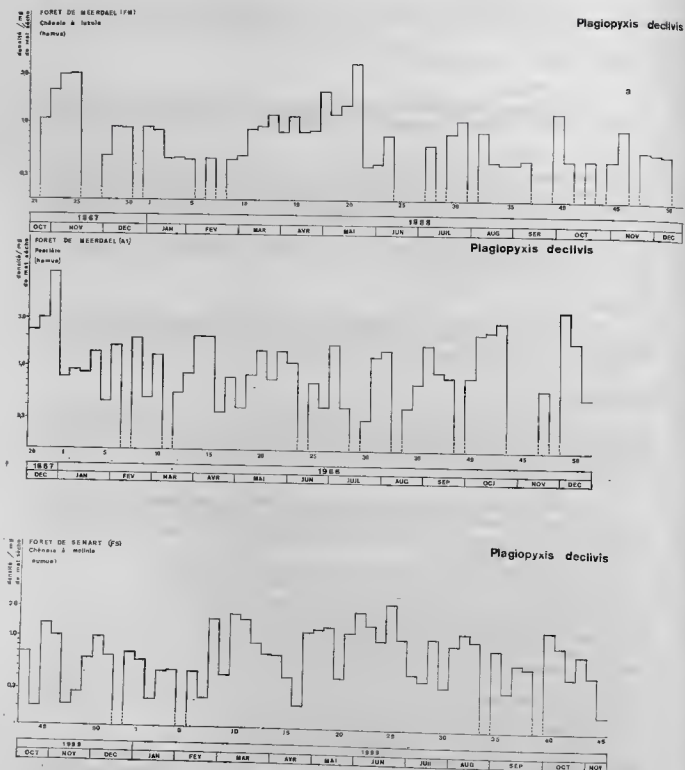


FIG. 38. — Densités hebdomadaires de *Plagiopyxis declivis*, a : dans la chênaie à luzule, b : dans la peuplière, c : dans la chênaie à molinie.



b) *Pessière.*

Le cycle des densités hebdomadaires (fig. 38 b) de *Plagiopyxis declivis* est moins évident qu'en chânaie à luzule. La période hivernale paraît plus favorable. Par contre, il n'apparaît pas de multiplication importante en période vernale. On peut cependant remarquer que la présence est constante de fin mars à début juin.

Les moyennes mensuelles (fig. 39) montrent mieux les densités élevées d'octobre-novembre-décembre, les minima de janvier-février-mars, l'espèce a aussi un cycle semestriel.

Les thèques vides sont toujours abondantes mais aucun cycle n'apparaît. Les individus enkystés sont rares dans la pessière. En septembre, on en trouve un peu plus, quant aux individus dont la thèque est munie d'un épiphragme, il y en a de juillet à octobre et en décembre.

L'allure du graphe d'autocorrélation (fig. 40 b) n'évoque pas de cycle saisonnier. Au 3<sup>e</sup> décalage,  $r = -0,4072^{**}$  cependant par la suite, les séries décalées n'offrent que des corrélations voisines de zéro. Au 25<sup>e</sup> décalage, une nouvelle corrélation négative :  $r = -0,5115^{**}$  est suivie au 28<sup>e</sup> décalage

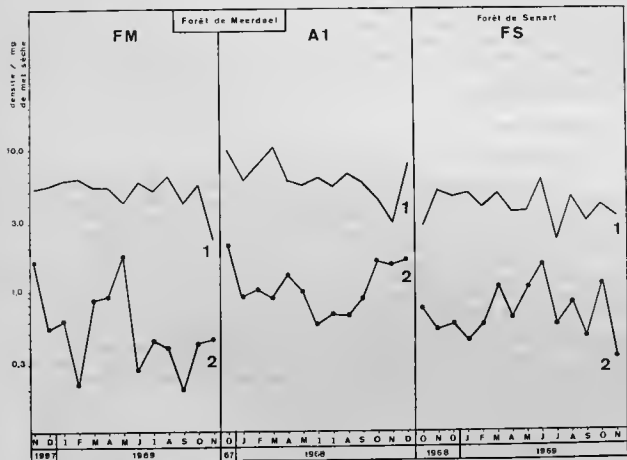


FIG. 39. — Densités moyennes mensuelles de *Plagiopyxis declivis* : thèques vides (1), individus vivants (2) dans les trois stations.

par une corrélation positive :  $r = +0,4798^*$ , puis au 31<sup>e</sup> décalage, d'une nouvelle corrélation négative,  $r = -0,4666^*$ . Sans doute peut-on voir dans ces alternances de corrélations significatives un caractère d'instabilité de la densité des espèces. C'est ce qu'évoque le fait que des corrélations de signe contraire soient obtenue avec des séries décalées de 3 semaines seulement. Rien de semblable n'avait

apparu dans la chénaie à luzule où la fidélité au cycle saisonnier est plus typique. S'agit-il d'un rythme interne, propre à l'espèce dans un biotope fortement humique ? Il faudrait penser dès lors que l'espèce se trouve tellement à sa place dans son milieu qu'elle soit indifférente à ses variations externes.

### c) Chénaie à molinie.

Les variations saisonnières (fig. 38 c) sont moins nettes qu'en Forêt de Meerdael, cependant on peut distinguer deux périodes à faible densité, l'une hivernale (janvier-février) qui n'apparaît pas sur l'ensemble du peuplement et une autre qui atteint quasi toutes les espèces : celle du mois de septembre. Il est probable que la température influence cette espèce car après un démarrage au mois de mars, on voit la population diminuer en avril. On observe parallèlement un refroidissement au cœur du mois d'avril. Les mois de mai-juin sont aussi des périodes d'expansion.

Les moyennes mensuelles (fig. 39) résument assez bien les variations que nous venons de décrire. Les thèques vides, comme partout, ne présentent pas de variations cycliques. Il y a des individus enkystés presque toute l'année sauf en octobre 1968, mai et novembre 1969, leur densité n'est jamais très élevée. Les individus dont la thèque est munie d'un épiphragme sont présents toute l'année sauf en décembre et en février. C'est en octobre et en novembre 1969 qu'ils sont les plus abondants.

A première vue, le graphe d'autocorrélation (fig. 41) ne met pas de cycle très visiblement en évidence. Cependant, deux corrélations sont significatives au seuil de 95 %, l'une au 20° décalage ( $r = -0,4139^*$ ) est négative, l'autre au 40° décalage ( $r = +0,5480^*$ ) est positive. Entre ces deux corrélations, les autres valeurs, bien que variables, s'inscrivent dans une succession telle qu'on peut y voir l'évolution d'un cycle de 40 semaines, cycle dont la durée correspond à celle du cycle de tout le peuplement de la Forêt de Sénart.

## 7) *Trigonopyxis arcuata*.

### a) Chénaie à luzule.

L'espèce est moyennement abondante. Les densités hebdomadaires (fig. 42 a) montrent que l'espèce est souvent absente dans les échantillonnages. C'est le cas en juin-juillet-août et même plus tard dans la saison, elle n'est présente que sporadiquement. Par contre, pendant les mois d'hiver, de novembre à début mars, elle est plus abondante. Il semble qu'elle ne soit pas tellement affectée par les rigueurs de l'hiver mais bien plus par la saison chaude à humidité actuelle plus faible.

Les moyennes mensuelles sont peu élevées (fig. 43). Le maximum se situe en février (0,56 individus vivants par mg de sol sec) tandis qu'au mois d'août, nous n'avons rencontré aucun individu vivant. Les thèques vides sont abondantes et leur variation saisonnière est inexistante. A aucun moment, nous n'avons observé d'individus enkystés ou dont la thèque était munie d'un épiphragme.

Les autocorrélations calculées sur les individus vivants ne permettent pas de mettre un cycle en évidence. Du 1<sup>er</sup> au 51<sup>e</sup> décalage, elles ne sont pas significatives. La corrélation du 52<sup>e</sup> décalage ( $r = +0,8126^{**}$ ) est significative au seuil de 99 % mais le nombre de couples de comparaison est très réduit et l'intérêt de cette corrélation n'est plus concluant. S'il est vrai que l'influence estivale existe, il faudrait une analyse de deux années au moins pour la mettre en évidence par le procédé d'autocorrélation.

### b) Pessière.

La densité (fig. 42 b) est plus élevée qu'en chénaie à luzule mais on ne distingue pas de cycle précis. De toute manière, pendant les mois de janvier-février-mars, la population est assez bien représentée, ni le froid, ni le gel ne paraissent des caractères limitants. En fin juillet, début août, il y aurait peut-être une légère diminution de la densité. Dans la chénaie à luzule et dans la pessière, le sens de variations est assez comparable, bien que les densités soient très différentes.

Les moyennes mensuelles (fig. 43) sont plus élevées que dans les autres stations. La courbe des individus vivants qui va de décembre 1967 à décembre 1968 a une allure incurvée dont le minimum

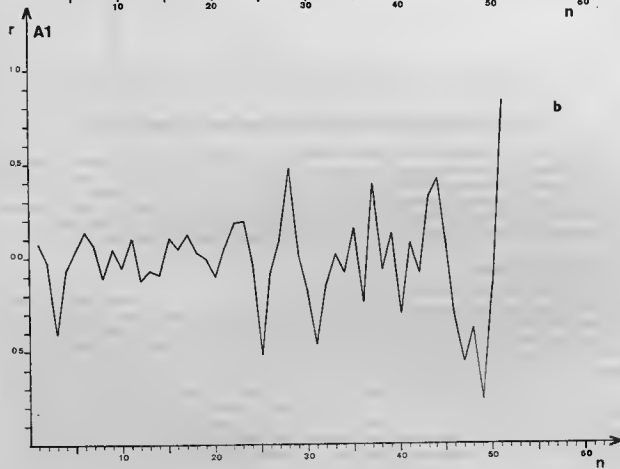
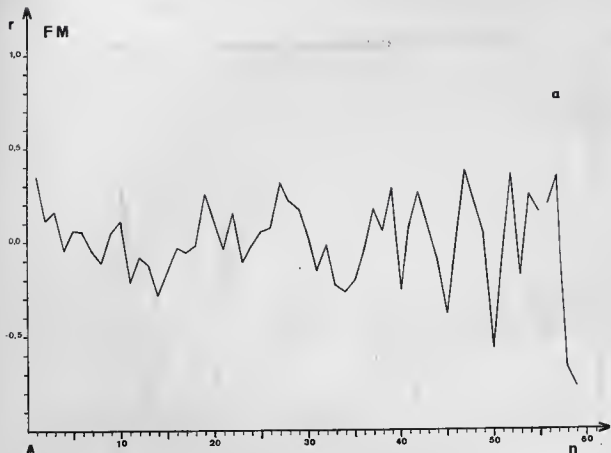


FIG. 40. — Graphe d'autocorrélation de *Plagiopyzis declivis*, a : chênaie à luzule, b : pessière.

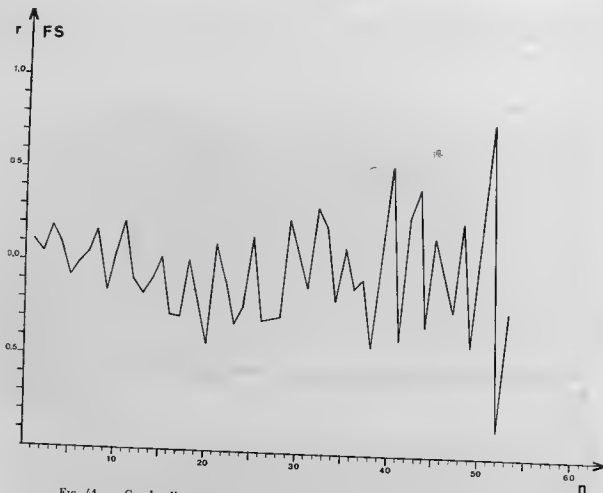


FIG. 41. — Graphe d'autocorrélation de *Plagiopyxis declivis* dans la chênaie à molinie.

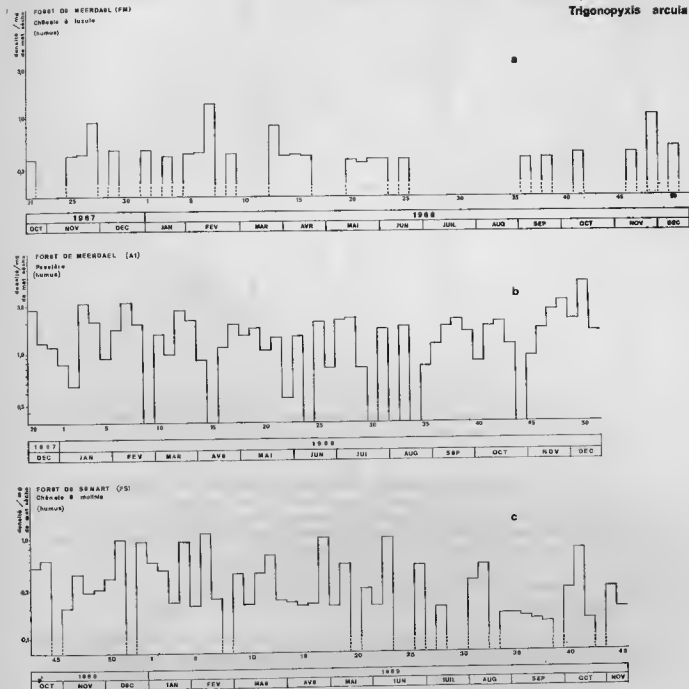
se situe en août. C'est ce mois qui est le plus défavorable dans la chênaie à luzule également. Les thèques vides, toujours bien plus abondantes, ne présentent pas de cycle. Dans cette station non plus, nous n'avons trouvé ni individus enkystés, ni individus avec thèque munie d'un épiphragme.

L'allure du graphe d'autocorrélation n'est pas claire. Il y a deux minima, l'un au 16<sup>e</sup> décalage ( $r = -0,3549^*$ ) et l'autre au 26<sup>e</sup> décalage ( $r = -0,4137^*$ ). Malgré cela, il est difficile de voir un cycle. Les maxima significatifs n'existent pas et la courbe d'autocorrélation n'est pas structurée.

#### c) Chêne à molinie.

La variabilité, en Forêt de Sénart, est grande également. (fig. 42 c) Comme dans les autres stations, les mois d'hiver ne sont pas défavorables, au contraire. Par contre, et ceci correspond à une influence qui affecte l'ensemble du peuplement, le mois de septembre 1969 est particulièrement pauvre. Il faut remarquer que pendant les mois de juin, juillet et août, l'espèce était assez fréquemment absente. Sans doute faut-il attribuer ce phénomène à la sécheresse qui va en s'accroissant jusqu'à atteindre un minimum au mois de septembre.

Les moyennes mensuelles confirment cette observation. C'est en juillet que le minimum est atteint, la densité augmente quelque peu au mois d'août et diminue en septembre. C'est au mois de décembre 1968 que le maximum est atteint. Les thèques vides sont proportionnellement moins abondantes qu'en Forêt de Meerdael mais leurs variations sont relativement minimes. Un individu enkysté a été trouvé au mois de septembre. Il s'agissait d'un kyste de résistance.



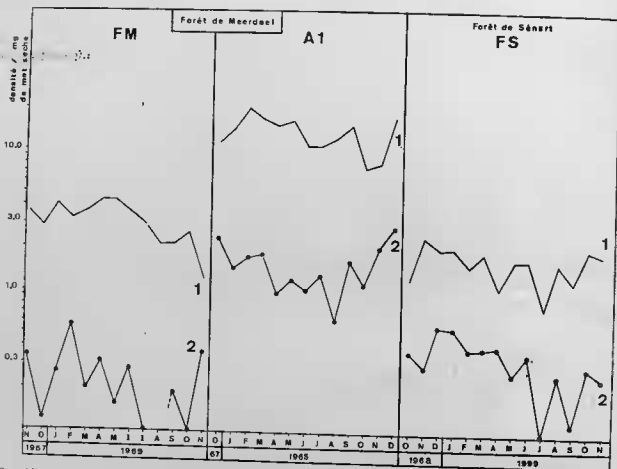


FIG. 43. — Densités moyennes mensuelles de *Trigonopyxis arcua* : thèques vides (1), individus vivants (2), dans les trois stations.

Le graphe d'autocorrélation n'apporte pas d'indication supplémentaire. Au 6<sup>e</sup> décalage, la corrélation est significative ( $r = -0,3491^*$ ) mais elle ne s'inscrit pas dans une série.

*Trigonopyxis arcua* n'a nulle part un cycle très accentué, cependant cette espèce n'est pas véritablement indifférente aux conditions de milieu qui lui sont offertes. En effet, la diminution d'humidité actuelle est un facteur défavorable aux Thécamoebiens.

#### 8) *Hyalosphenia subflava*.

##### a) Chênaie à luzule.

*Hyalosphenia subflava* est véritablement caractéristique de cette chênaie. Son comportement diffère cependant assez bien des autres espèces de ce biotope. Ses fluctuations paraissent assez aléatoires (fig. 44).

Les moyennes mensuelles (fig. 45) montrent une variabilité assez importante avec deux minima, l'un en mars, l'autre en septembre. Les thèques vides présentent aussi une variabilité assez grande contrairement aux autres espèces. La nature du test, essentiellement différente des autres espèces puisqu'elle n'est constituée ni d'écaïlles, ni de particules minérales remaniées dans un ciment, est sans doute plus susceptible d'être altérée par les agents de dégradation du milieu. La nature chimique de la thèque d'*Hyalosphenia subflava* n'est pas connue mais celle d'*Hyalosphenia papilio*, une espèce voisine typique des tourbières, a été étudiée par Charret (1964) qui l'a déterminée comme étant du groupe des mucoprotéïnes.

Le graphe d'autocorrélation oscille autour de zéro. Il n'y a donc pas de cycle chez cette espèce. Elle n'est pas affectée par les facteurs écologiques qui exercent une influence sur le site.

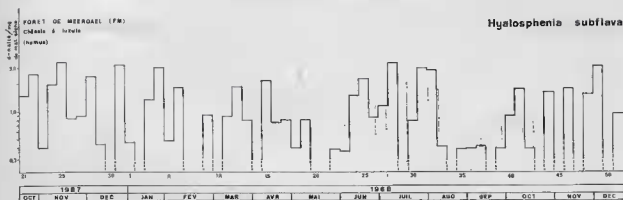


FIG. 44. — Densités hebdomadaires de *Hyalosphenia subflava* dans la chênaie à luzule.

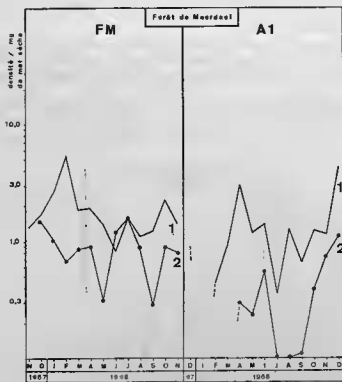


FIG. 45. — Densités moyennes mensuelles de *Hyalosphenia subflava* dans la chênaie à molinie et la pessière.

b) Pessière.

Dans la pessière, la densité est faible. Au début de la période d'étude, l'espèce est absente, elle n'apparaît que quelques mois plus tard et subit de fortes oscillations de densité. La variabilité des thèques vides est grande et suit en quelque sorte celle des individus vivants.

c) Chênaie à molinie.

*Hyalosphenia subflava* y est très rare.

On voit donc que si *Hyalosphenia subflava* ne subit pas l'influence de facteurs écologiques à variabilité saisonnière, il est fortement contraint par son milieu puisqu'il n'appartient qu'à un seul des trois biotopes.

Les thèques vides sont facilement dégradable, c'est pourquoi leur fluctuation suit celle des individus vivants qui sont en somme leur fournisseur.

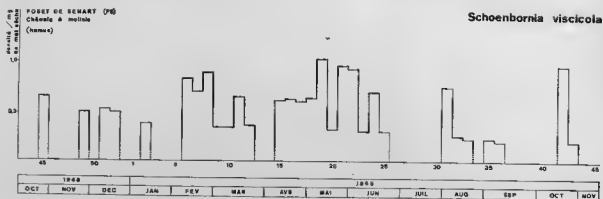


FIG. 46. — Densités hebdomadaires de *Schoenbornia visciola* dans la chénaie à molinie.

### 9) *Schoenbornia visciola*.

Cette espèce n'est présente que dans la chénaie à molinie. Elle s'y trouve sporadiquement (fig. 46), parfois rien qu'une semaine, parfois pour des périodes plus longues. Ainsi en est-il pendant les mois de février-mars et, plus tard, pendant les mois d'avril-mai-juin. On ne peut que difficilement parler de cycle sur la base de si peu de données.

La moyenne mensuelle maximale (fig. 47) est atteinte en mai alors qu'en juillet et en novembre 1969, l'espèce est absente. En novembre 1968, janvier et septembre 1969, les densités sont très faibles. La densité des thèques vides est variable et en février et en août, elle est inférieure à celle des thèques pleines.

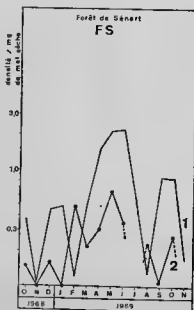


FIG. 47. — Densités moyennes mensuelles de *Schoenbornia visciola*, dans la chénaie à molinie.

### 10) *Phryganella acropodia*.

C'est une espèce abondamment représentée dans les trois biotopes. On se rappellera qu'elle est dominée en Forêt de Meerdael, par *Euglyphidion enigmaticum*. Il s'agit de toute manière d'une espèce édaphique ubiquiste ainsi que nous l'avons fait remarquer plus haut.



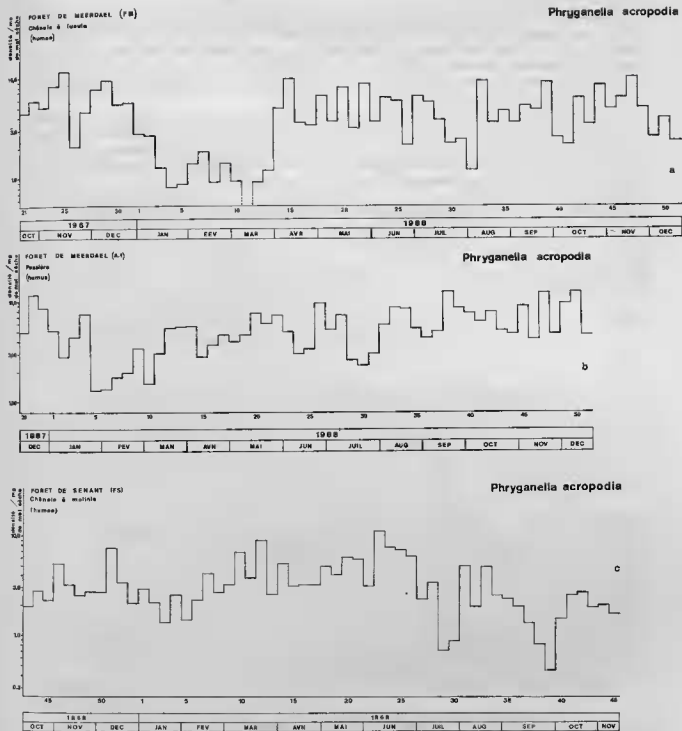


Fig. 48. — Densités hebdomadaires de *Phryganella acropodia*, a : dans la chênaie à luzule, b : dans la peuplière, c : dans la chênaie à moulière.

a) *Chênaie à luzule.*

Les variations de densités hebdomadaires (fig. 48 a) sont très nettes. L'hiver (janvier, février, mars) est une période très défavorable ; dans les échantillons de la deuxième semaine de mars, nous n'avons trouvé aucun individu vivant. Au début d'avril, la population croît brusquement ; en mai, la population maintient son expansion. Le maximum de densité se situe au cours du mois de novembre 1967 avec 11,45 individus vivants par mg de sol sec. Vu l'importance de l'espèce dans le peuplement, elle influence grandement le cycle général.

Les moyennes mensuelles (fig. 49) résument assez bien la variation saisonnière : les maxima d'automne et de printemps se situent à peu près au même niveau, la moyenne de décembre 1967 est de 6,82 individus vivants par mg de sol sec, celle de mai est de 5,96 individus vivants par mg de sol sec. Les minima sont, par contre, plus accentués en fin d'hiver (0,76 individus vivants en moyenne en mars, 4,11 individus en moyenne en juillet).

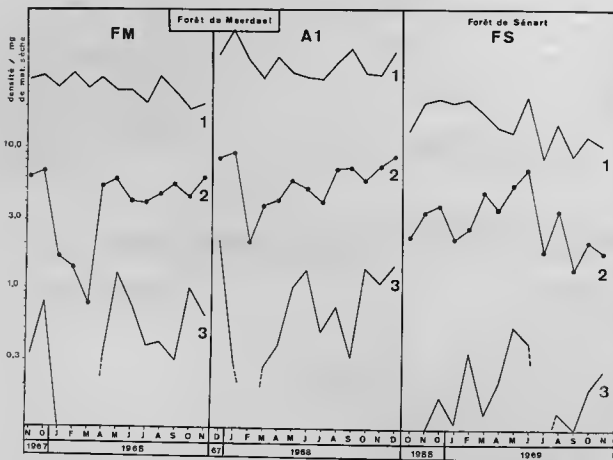


FIG. 49. — Densités moyennes mensuelles de *Phryganella acropodia* : thèques vides (1), individus vivants (2), individus enkystés (3), dans les trois stations.

Les thèques vides sont plus abondantes, elles représentent 97 % du total des thèques rencontrées. Elles ne manifestent pas de variations cycliques. Les individus enkystés sont abondants. Comme les individus vivants, leurs maxima se situent en décembre et en juillet, leurs minima se situent en février-mars et en juillet-août-septembre. Les individus dont la thèque est munie d'un épiphragme sont plus rares, ils sont absents de janvier à avril et en juillet, août et en dehors de ces périodes leur fréquence oscille entre 1 et 10 % du total des individus vivants. Les maxima se situent en mai et en octobre.

Le graphe d'autocorrélation (fig. 50 a) est particulièrement intéressant. Les trois premiers décalages donnent des corrélations significatives :  $r = + 0,4863^{**}$ ,  $r = + 0,4243^{*}$ , et  $r = + 0,3056^{*}$ . Ensuite, la valeur des corrélations diminue pour passer en valeur négative au 7<sup>e</sup> décalage. Il vient ensuite, du 11<sup>e</sup> au 16<sup>e</sup> décalage, une série de corrélations négatives significatives :

11 <sup>e</sup> décalage :	$r = - 0,2963^{*}$
12 <sup>e</sup> décalage :	$r = - 0,4409^{*}$
13 <sup>e</sup> décalage :	$r = - 0,3191^{*}$
14 <sup>e</sup> décalage :	$r = - 0,3877^{**}$
16 <sup>e</sup> décalage :	$r = - 0,3453^{*}$

Les décalages suivants entraînent une augmentation des valeurs de corrélation jusqu'à atteindre un nouveau maximum au 24<sup>e</sup> décalage, maximum qui n'est pas significatif.

La durée du cycle peut être estimée à 24 semaines. Le demi-cycle étant lui-même de 12 semaines. Les individus enkystés offrent une série d'autocorrélations très comparables à celle des individus vivants (fig. 50 b). Ici encore les corrélations successives s'inscrivent dans un ordre logique qui va de  $r = + 0,3953^{**}$  au 1<sup>er</sup> décalage et  $r = + 0,3796^{**}$  au 2<sup>e</sup> décalage pour passer à des valeurs négatives au 6<sup>e</sup> décalage puis atteindre un minimum de  $r = - 0,3834^{**}$  au 12<sup>e</sup> décalage suivi de 3 corrélations significatives :  $r = - 0,3198^{*}$ ,  $r = - 0,3216^{*}$  et  $r = - 0,3438^{*}$  aux 13<sup>e</sup>, 14<sup>e</sup> et 15<sup>e</sup> décalages. Les corrélations passent à des valeurs positives au 19<sup>e</sup> décalage et atteignent un maximum significatif au 24<sup>e</sup> décalage ( $r = + 0,3585^{*}$ ).

La durée du cycle est identique à celle des individus vivants (24 semaines) ; l'allure du graphe d'autocorrélation est même plus typique.

#### b) *Pessière.*

Les densités hebdomadaires des individus vivants (fig. 48 b) diminuent aussi pendant la période hivernale mais il faut remarquer qu'ici (contrairement à la chénaie à luzule), le mois de janvier est encore très favorable à l'espèce et c'est à la première semaine de février que se fait brusquement la chute de densité (1,36 individus par mg de sol sec), dès la fin du mois, la population se développe. Les valeurs observées sont de plus en plus variables quoique en moyenne (fig. 49) la population croît jusqu'au mois de mai et atteint 7,61 individus par mg de sol sec. Ensuite, les densités diminuent pendant les mois de juin et juillet et finalement atteignent des valeurs plus élevées en fin d'année (12,8 individus pendant la deuxième semaine de décembre).

Les moyennes mensuelles montrent pour les individus vivants une allure de variation assez comparable à celle de la chénaie à luzule, cependant le minimum d'hiver est moins accentué ; (en février : 2,42 individus par mg de sol sec). Les thèques vides sont très abondantes, elles représentent de 82 à 96 % du total des thèques rencontrées sans toutefois témoigner d'une variation cyclique quelconque.

L'évolution des kystes est plus tranchée. En février, ils sont absents, plus tard ils connaissent une période minimum en juillet, août et septembre. Les maxima se situent nettement en décembre et en juin avec en moyenne 2,18 et 1,34 individus enkystés par mg de sol sec. Les individus dont la thèque est munie d'un épiphragme sont présents toute l'année dans la pessière mais leur densité est plus faible que celle des kystes. Les minima sont en juillet, août et en décembre, les maxima en janvier et en juin. On voit la différence nette entre les cycles des kystes et des individus dont la thèque est munie d'un épiphragme. La proportion de ceux-ci est plus importante dans la pessière puisqu'elle va de 2 à 20 % du total des individus vivants.

Bien qu'il nous avait semblé voir un cycle approchant de celui de la chénaie à luzule, le graphe d'autocorrélation est nettement moins manifeste à ce sujet (fig. 51 a). La première corrélation seule est significative, les autres oscillent toutes autour de zéro, il n'apparaît donc pas de cycle net. Le graphe d'autocorrélation des kystes (fig. 51 b) montre un cycle plus net. Au 5<sup>e</sup> décalage,  $r = + 0,3039^{*}$  ; au 11<sup>e</sup> décalage,  $r = - 0,4054^{**}$  et au 13<sup>e</sup>,  $r = - 3901$  ; au 23<sup>e</sup> décalage,  $r = + 0,3250^{*}$  et au 24<sup>e</sup> décalage,  $r = + 0,3821^{**}$ . Nous estimons donc la durée du cycle à 24 semaines, soit la même durée que

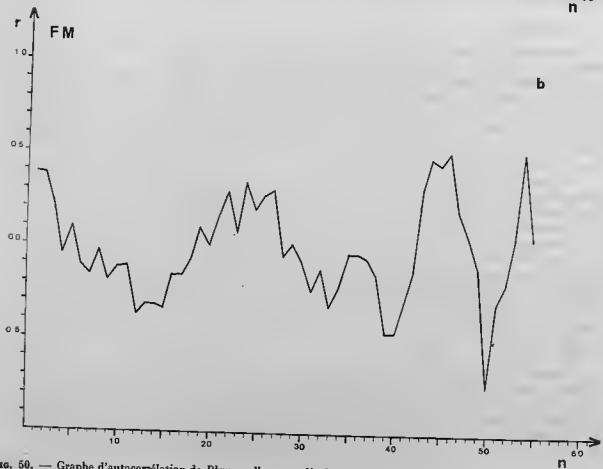
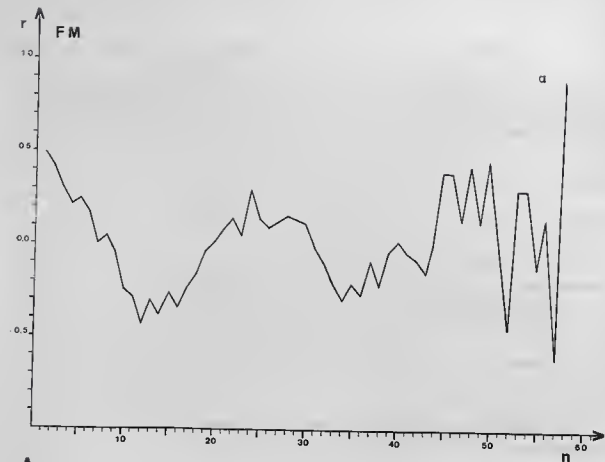


FIG. 50. — Graphe d'autocorrélation de *Phryganella acropodia* dans la chênaie à luzule, a : individus vivants ; b : individus enkystés.

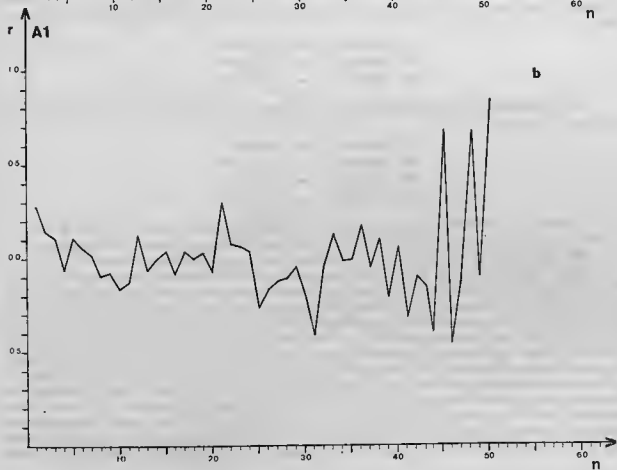
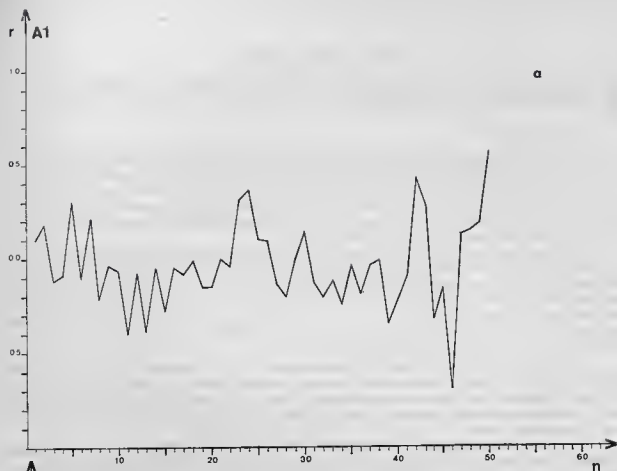


FIG. 51. — Graphe d'autocorrélation de *Phryganella acropodia* dans la pessière, a : individus vivants ; b : individus enkystés.

dans la chénaie à luzule et particulièrement pour les kystes. Cependant, les oscillations des corrélations sont plus confuses que dans la 1<sup>re</sup> station.

c) *Chénaie à molinie*.

Les densités hebdomadaires (fig. 48 c) atteignent un minimum au mois de janvier avec 1,37 individus par mg de sol sec pendant la 3<sup>e</sup> semaine. Les fluctuations entre deux données hebdomadaires successives sont grandes. En juin, le maximum est atteint avec 11,31 individus par mg de sol sec. On voit ensuite la densité décroître et, alors que dans les autres stations l'automne est une saison où *Phumus* est riche en *Phryganella acropodia*, ici, la densité en septembre et en octobre est très faible. Ceci est évidemment à mettre en relation avec le climat.

Les moyennes mensuelles (fig. 49) prouvent la différence d'allure de la variation saisonnière de *Phryganella acropodia* en Forêt de Sénart. Si on peut distinguer un léger minimum en janvier avec 2,26 individus vivants par mg de sol sec, la diminution de densité la plus importante se situe précisément en juillet et en septembre surtout avec 1,40 individus vivants par mg de sol sec. Les thèques vides sont moins abondantes que dans les autres stations, de plus leur proportion par rapport au total des thèques est moindre que dans les autres stations, elle oscille entre 71,5 et 90,5 % et en fin d'été, début d'automne, les variations semblent assez comparables.

Les individus enkystés sont moins abondants qu'en Forêt de Meerdael, c'est en juillet-août-septembre qu'on en trouve le moins comme c'est le cas pour les individus vivants. Les individus dont la thèque est munie d'un épiphragme sont plus rares. Nous n'en avons pas rencontré en mars-avril-mai. Le maximum est atteint en octobre avec 0,23 individus vivants par mg de sol sec, soit 10 % du total des individus vivants.

Le graphe d'autocorrélation (fig. 52) n'est pas très net et cela s'explique quand on voit comme les densités sont fluctuantes. Les trois premiers décalages offrent des corrélations positives et significatives :

$$1^{\text{er}} \text{ décalage : } r = + 0,4544^{**}$$

$$2^{\text{e}} \text{ décalage : } r = + 0,4454^{**}$$

$$3^{\text{e}} \text{ décalage : } r = + 0,2743^{*}$$

Au 12<sup>e</sup> décalage, les corrélations deviennent négatives et atteignent des valeurs significatives du 17<sup>e</sup> au 20<sup>e</sup> décalage.

$$17^{\text{e}} \text{ décalage : } r = - 0,3918^{*}$$

$$18^{\text{e}} \text{ décalage : } r = - 0,5354^{**}$$

$$19^{\text{e}} \text{ décalage : } r = - 0,3937^{*}$$

$$20^{\text{e}} \text{ décalage : } r = - 0,6087^{**}$$

Plus loin, les corrélations sont peu élevées. On peut cependant présumer que la durée d'un 1/2 cycle est de 20 semaines. Ceci correspond au cycle total des espèces qui est de 40 semaines.

Les kystes sont moins abondants et l'étude corrélatrice ne donne aucun résultat.

D'une manière générale, les mois d'hiver sont les plus défavorables principalement ceux du début de l'année. Ceux-ci sont les mois les plus froids. Pendant cette période, l'activité biologique générale du sol est ralentie et surtout l'activité microbiologique qui représente le principal apport alimentaire (NAGEL-DE BOOIS et JANSEN, 1971). Il faut ajouter à cette période de disette, le fait que le sol gorgé d'eau gèle souvent dans les horizons superficiels. Le Thécamoebien se trouve alors dans des conditions de sécheresse brutale qui déciment le peuplement avant que celui-ci n'ait utilisé son système de protection naturel contre l'adversité. Dès le retour des beaux jours, l'activité du sol reprend, la litière est activement décomposée et les principaux agents biologiques de cette décomposition se développent. C'est au dépens d'eux que *Phryganella acropodia* retrouve son essor. La température est douce et l'eau abondante, on voit apparaître de nombreux kystes. Il s'agit d'une part de kystes dont l'aspect est semblable aux kystes de résistance et dont on explique difficilement l'abondance à cette période à moins qu'il ne s'agisse d'une phase de la reproduction sexuelle. Il y a des kystes multiples (souvent au nombre

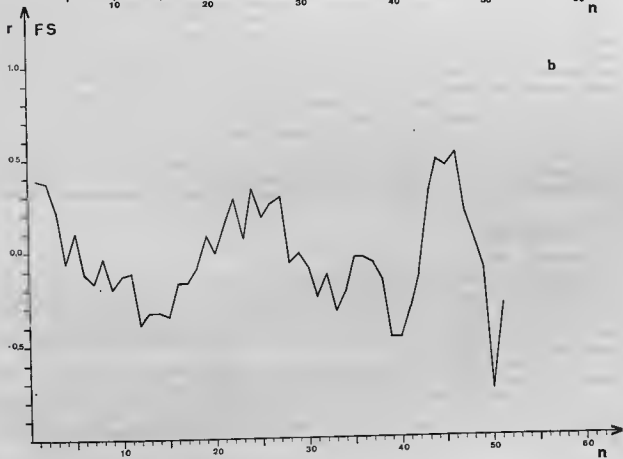
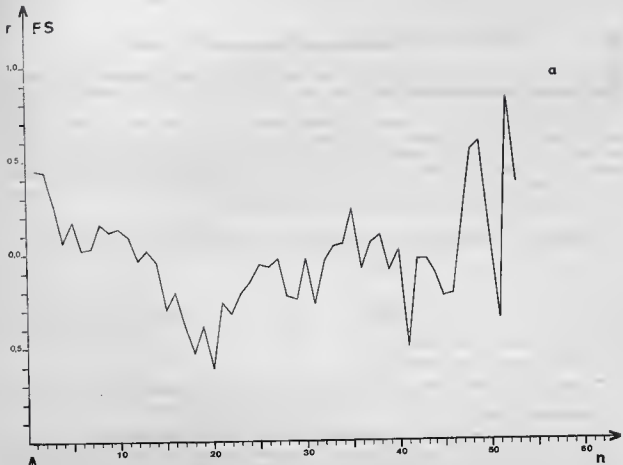


FIG. 52. — Graphe d'autocorrélation de *Phryganella acropodia* dans la chênaie à molinie, a : individus vivants ; b : individus enkystés.

de 4) et ceux-ci se trouvent bien à leur place lors d'une expansion vernale et automnale. Les individus dont la thèque est munie d'un épiphragme sont peu abondants et leur cycle ne témoigne en rien d'un rôle de protection.

On voit qu'en Forêt de Meerdael, les thèques vides ne sont absolument pas affectées par le cycle. Il s'agit de coques déjà plus ou moins fossiles et la destruction de quelques spécimens est compensée par l'apport de nouvelles exuvies. En Forêt de Sénart, par contre, la courbe des thèques vides semble suivre l'allure de celle des individus vivants, de juin à novembre 1969. Cependant, dans aucun biotope, il n'existe de relation entre les individus vivants et les thèques vides. Les corrélations calculées sur les données hebdomadaires le prouvent (Tableau 14).

TABLEAU 14. — Corrélations entre les individus vivants et les thèques vides dans les trois stations.

	FM	A <sub>1</sub>	FS
r	- 0,0011	+ 0,0322	+ 0,0087

#### 11) *Phryganella acropodia* var. *penardi*.

Cette espèce est rare en Forêt de Meerdael, nous étudions son comportement en Forêt de Sénart.

##### *Chénaie à molinie.*

Les densités hebdomadaires de *Phryganella acropodia* var. *penardi* ont été représentées à la figure 53. Au début de l'année étudiée, l'espèce est absente. Elle n'apparaît que plus tard. Pendant les mois de mars, avril, mai et juin, l'espèce est bien représentée sans être là en permanence. Aux mois de juillet, août et septembre, la densité est plus faible. Si le facteur humidité n'est peut-être pas responsable de la variation, (puisque la diminution estivale n'est pas très nette) le développement printanier semble lié à la croissance des éléments nutritifs et à la recrudescence de l'activité biologique. Le fait que l'espèce soit absente au début du cycle est assez étonnant. Deux hypothèses sont plausibles : soit que l'espèce est très peu abondante et dans ce cas, nous aurions rencontré des thèques vides (fig. 54) —, soit que l'espèce était en voie d'installation. Elle apparaît dès les mois de janvier et sa population atteint le maximum de croissance au mois de mai pour diminuer légèrement pendant l'été et reprendre son expression en octobre, novembre. Nous n'avons pas étudié la suite du cycle mais puisqu'elle est absente en 1968 et est en équilibre en 1969, on peut supposer qu'il s'agit réellement d'une installation. Il est difficile de dire pourquoi elle n'y était pas avant et ce qui justifie son expansion et son équilibre à ce moment là. Le fait qu'elle n'y était pas en 1968 peut être purement fortuit. Cependant, l'écologie de cette espèce est mal connue; elle a été rencontrée par Chardez (1970) dans des sols forestiers d'humus brut et par Declotrie (1968) dans le lac du Grand Lautien. C'est dire que son écologie n'est pas proprement édaphique.

#### 12) *Phryganella paradoxa*.

##### a) *Chénaie à luzule.*

Cette espèce est présente tout au long de l'année mais de manière très sporadique. (fig. 55 a) Il est difficile de voir un cycle. On peut dire malgré tout que ce sont les mois de mars-avril-mai-juin où la densité atteint 1,21 individus par mg de sol sec et même juillet qui sont les plus favorables. On rejoint, ici, un phénomène observé dans toutes les populations. En effet, aucune espèce n'est en régression pendant la période printanière. Nous en concluons qu'aucune espèce n'est vraiment indifférente au milieu puisqu'elle connaît au moins cette période d'abondance qu'elle offre le printemps.

Les moyennes mensuelles (fig. 56) montrent davantage un minimum hivernal en décembre et en février suivi de la croissance vernale. Les thèques vides ne subissent pas de véritables variations.

Le graphe d'autocorrélation ne souligne pas d'évolution cyclique. Toutes les corrélations sont assez proches de zéro. Il y en a cependant quelques-unes qui sont significatives : au 15<sup>e</sup> décalage,  $r = - 0,2943^*$ ; au 28<sup>e</sup> décalage,  $r = + 0,3884^*$ ; au 34<sup>e</sup>,  $r = + 0,4362^*$ . Malgré ces quelques valeurs significatives, nous ne pensons pas pouvoir présumer de l'existence d'un cycle.



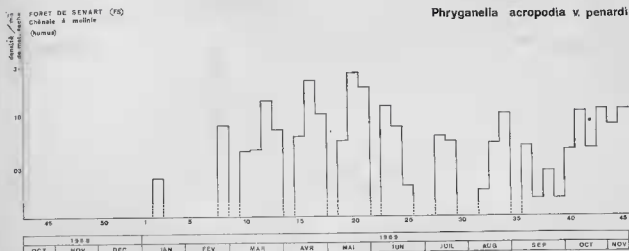


FIG. 53. — Densités hebdomadaires de *Phryganella acropodia* var. *penardi* dans la chênaie à molinie.

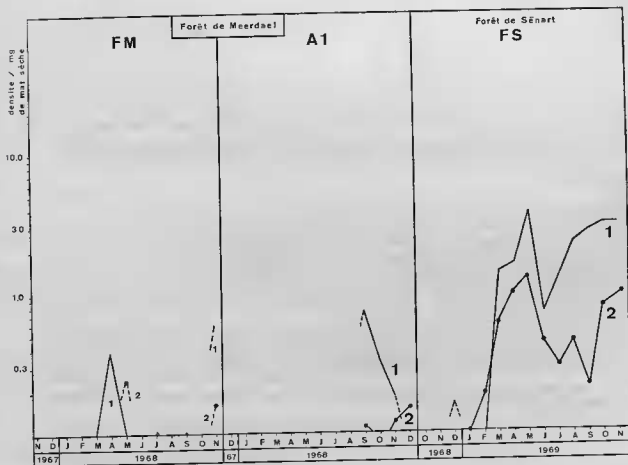


FIG. 54. — Densités moyennes mensuelles de *Phryganella acropodia* var. *penardi* : thèques vides (1), individus vivants (2) dans les trois stations.

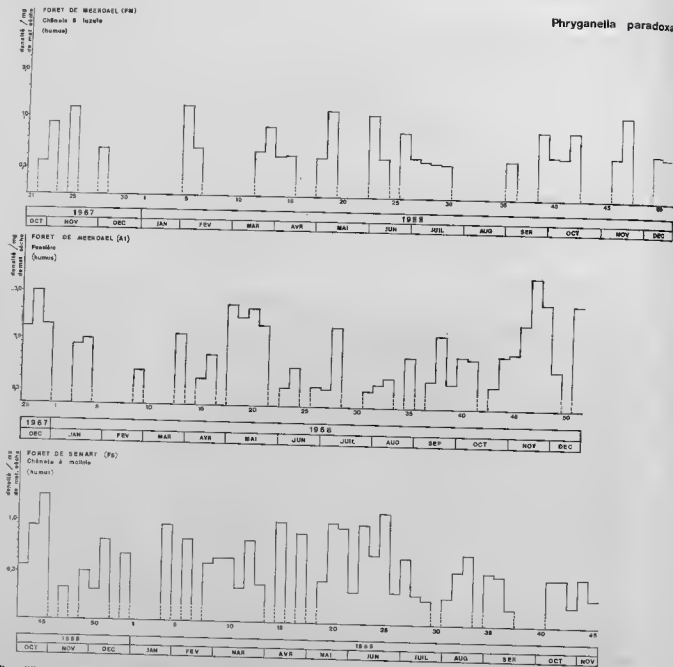
*Phryganella paradoxa*

FIG. 55. — Densités hebdomadaires de *Phryganella paradoxa*, a : dans la chênaie à luzule, b : dans la pessière, c : dans la chênaie à molinie.

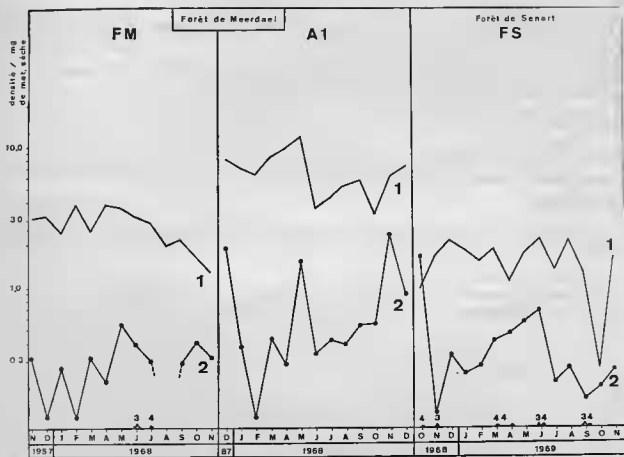


FIG. 56. — Densités moyennes mensuelles de *Phryganella paradoxa* : thèques vides (1), individus vivants (2), individus enkystés (3), individus dont la thèque est munie d'un épiphragme (4) dans les trois stations.

#### b) Pessière.

Les densités hebdomadaires (fig. 55 b) atteignent des valeurs assez importantes. Le maximum se situe à la 3<sup>e</sup> semaine de novembre avec 4,49 individus par mg de sol sec. De nombreux échantillonnages ne contiennent aucun individu vivant, surtout en février et en mars. Le mois de mai est assez favorable.

Les moyennes mensuelles (fig. 56) mettent bien en évidence le minimum du mois de février. Il est remarquable que si *Phryganella acropodia* n'est pas affectée dans la pessière par les périodes froides, il n'en est pas de même pour *Phryganella paradoxa*. La croissance printanière est semblable à celle des autres stations, elle est suivie d'une diminution de densité pendant l'été. On dirait qu'ici, l'espèce s'est montrée sensible à l'influence de la sécheresse.

Le 1<sup>er</sup> décalage du graphe d'autocorrélation offre une corrélation significative ( $r = + 0,3443^*$ ). Ensuite les corrélations passent en valeurs négatives au 6<sup>e</sup> décalage et atteignent au 11<sup>e</sup> décalage une valeur significative ( $r = - 0,2920^*$ ); au 20<sup>e</sup> décalage,  $r = 0,4007^*$ ; au 28<sup>e</sup> décalage,  $r = + 0,5051^{**}$ . S'il y a un cycle, il est difficile d'en mesurer la durée car les corrélations de valeur élevée sont trop isolées.

#### c) Chênaie à molinie.

Les densités hebdomadaires (fig. 55 c) fluctuent considérablement. On voit que l'espèce est fréquemment absente. Cependant, on retrouve quelques constantes des populations thécamoebiennes, à savoir l'influence de la période printanière et la diminution de densité due à la sécheresse du mois de septembre.

Les moyennes mensuelles montrent le phénomène avec d'autant plus d'évidence qu'elles pondèrent les densités. Ainsi, la progression printanière est très nette ainsi que l'appauvrissement de l'espèce dès le mois de juillet.

Le graphe d'autocorrélation est peu interprétable. Les corrélations significatives qui s'y trouvent alternent avec des corrélations voisines de zéro. Au 7<sup>e</sup> décalage,  $r = +0,2747^*$  ; au 18<sup>e</sup> décalage,  $r = 0,3332^*$  ; au 29<sup>e</sup> décalage,  $r = +0,4126^{**}$  ; au 29<sup>e</sup>,  $r = +0,4126$  ; au 33<sup>e</sup>,  $r = +0,4758$ . Comme pour la pessière, ces corrélations significatives ne s'inscrivent pas dans une véritable évolution.

En résumé, *Phryganella paradoxa*, bien que peu abondante, est influencée par la sécheresse et la période printanière et cela principalement dans la pessière et la chênaie à molinie.

13) *Corythion delamarei* (fig. 57).

a) Chênaie à luzule.

L'espèce est assez rare bien qu'un peu plus abondante aux mois de mai, juillet, août et septembre. Les thèques vides sont présentes toute l'année.

b) Pessière.

Nous n'en avons pas rencontré au mois de février. Pendant tous les autres mois, elle est bien représentée. Nous avons trouvé des kystes au mois d'août.

c) Chênaie à molinie.

La densité est moins élevée en Forêt de Sénart. L'espèce est absente en octobre 1968, février et novembre 1969. Elle est plus abondante en avril et en juin. Nous avons rencontré des kystes en janvier et en octobre 1969.

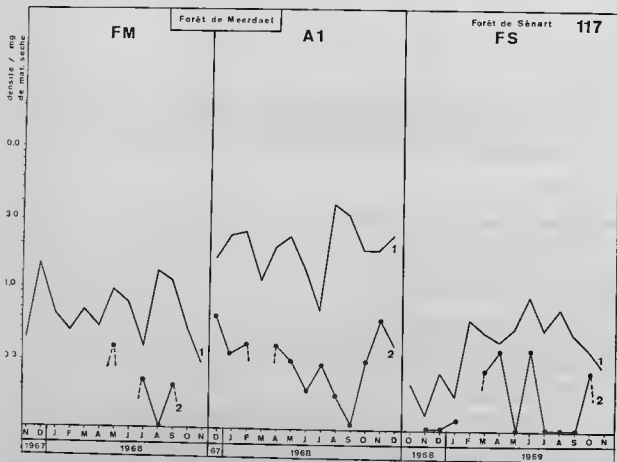


FIG. 57. — Densités moyennes mensuelles de *Corythion delamarei* : thèque vides (1), individus vivants (2) dans les trois stations.

14) *Euglypha cuspidata*.

## Chénaie à luzule.

Voici encore une espèce relativement peu abondante (fig. 58). Les mois de février, de juin, de juillet et d'août sont sans doute les moins favorables. Une période paraît assez constamment favorable, c'est la fin février, mars et début avril. Nous rattachons cela à la période vernale et ici presque prévernale pendant laquelle nous avons vu que toutes les espèces étaient, sinon en expansion, du moins en grand nombre.

Les moyennes mensuelles (fig. 59) ne sont intéressantes que dans la chénaie à luzule. Elles soulignent bien le cycle déjà décrit sur la base des densités hebdomadaires.

La variation saisonnière des thèques vides est assez marquée. C'est principalement en été que la densité décroît brusquement.

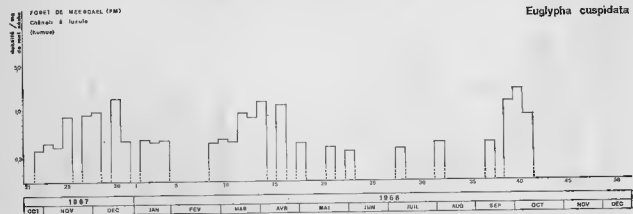


FIG. 58. — Densités hebdomadaires d'*Euglypha cuspidata* dans la chénaie à luzule.

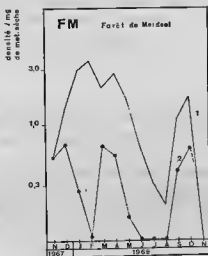


FIG. 59. — Densités moyennes mensuelles de *Euglypha cuspidata* dans la chénaie à luzule.

15) *Euglypha laevis*.

Cette espèce est parfois présente dans les chénaies (fig. 60 a), très rare dans la pessière. Dans la chénaie à molinie, nous avons rencontré quelques kystes et quelques épiphragmes. Cependant, les données recueillies sont trop tenues pour qu'on puisse tirer quelle conclusion que ce soit.

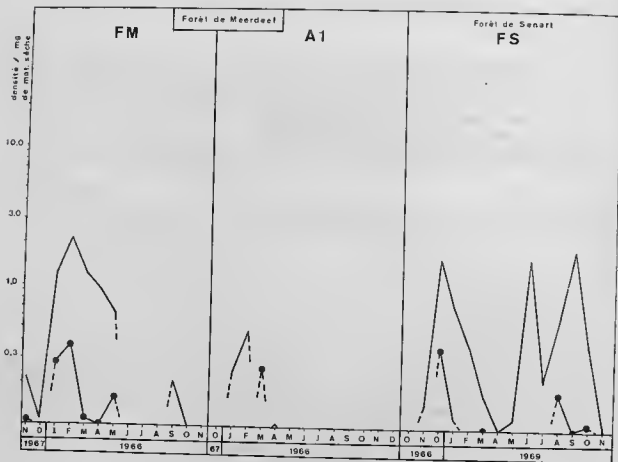


Fig. 60 a

16) *Euglypha laevis* var. *minor*.

La variété est mieux représentée que l'espèce, surtout dans les deux chênaies (fig. 60 b).

a) *Chênaie à luzule*.

C'est surtout aux mois de décembre et juin que l'espèce est plus abondante. On pourrait même parler d'un cycle semestriel typique car, entre ces deux valeurs maximales, les densités sont faibles, voire nulles. Les thèques vides sont présentes tous les mois de l'année. Elles suivent l'allure du cycle des individus vivants avec des minima en février et en août.

b) *Pessière*.

Les densités sont très faibles. Cependant, les individus vivants existent pendant toute l'année. Ce qui est plus étonnant, c'est l'absence de thèques vides sauf en novembre et en décembre.

c) *Chênaie à molinie*.

Le mois de juin est la période la plus favorable comme dans la chênaie à luzule. Les périodes de faible densité se situent de novembre à février et d'août à octobre. Les thèques vides suivent l'allure générale du cycle des individus vivants avec deux minima en décembre 1968 et en juillet 1969.

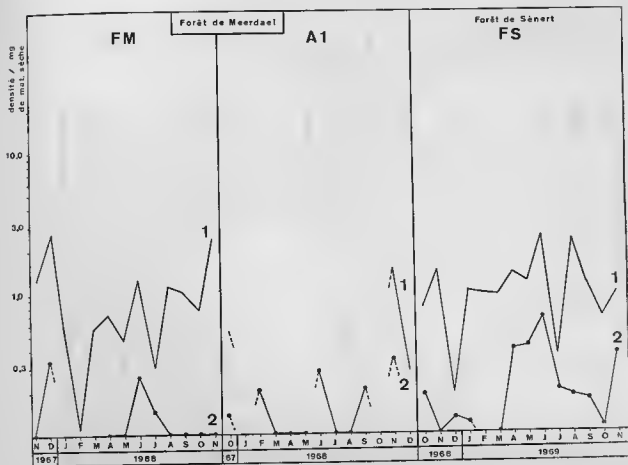


FIG. 60 b

FIG. 60. — a : Densités moyennes mensuelles d'*Euglypha laevis* : théques vides (1), individus vivants (2) dans les trois stations, b : Densités moyennes mensuelles d'*Euglypha laevis* var. *minor* : théques vides (1), individus vivants (2) dans les trois stations.

### 17) *Euglypha rotunda*.

Cette espèce, comme toutes celles du genre *Euglypha*, est peu représentée dans la peissière.

#### a) Chênaie à luzule.

La densité hebdomadaire (fig. 61 a) de cette espèce est nulle pendant les mois de janvier, février et mars. Pendant les autres mois, l'espèce n'est pas très représentée sauf en octobre, novembre et décembre 1967 et en décembre 1968. Ce cycle est peu apparent mais il correspond à la variation la plus moyenne de la station (fig. 62).

#### b) Chênaie à molinie.

L'espèce est plus abondante et plus fréquente qu'en chênaie à luzule (fig. 61 b). La variation saisonnière n'est pas évidente. Le mois de mai est le plus favorable. On trouve quelques kystes et quelques épiphragmes tout au long de l'année.

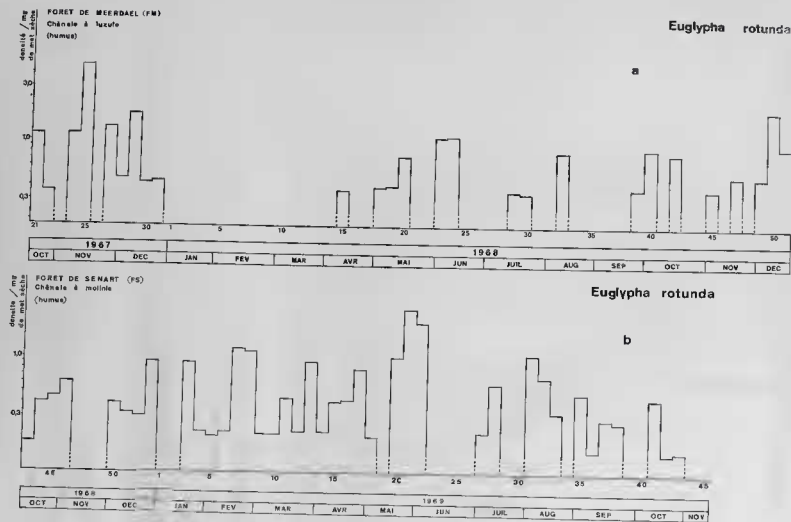


FIG. 61. — Densités hebdomadaires d'*Euglypha rotunda*, a : dans la chênaie à luzule, b : dans la chênaie à molinie.



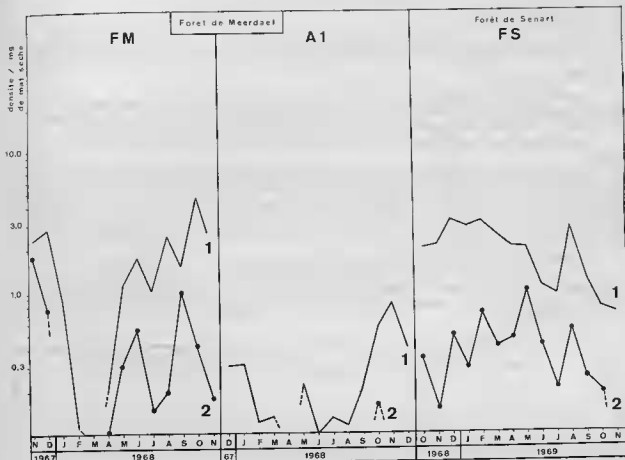


FIG. 62. — Densités moyennes mensuelles d'*Euglypha rotunda* : thèque vides (1) individus vivants (2) dans les trois stations.

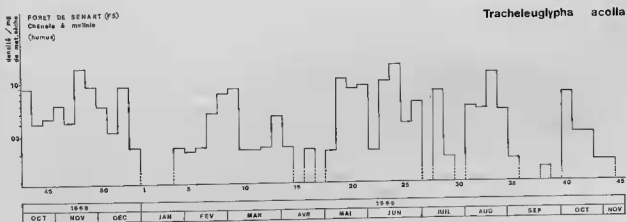


FIG. 63. — Densités hebdomadaires de *Tracheuglypha acolla* dans la chênaie à molinie.

18) *Tracheleuglypha acolla*.

L'espèce n'est bien représentée que dans la chênaie à molinie, dans la pessière, elle est absente.

*Chênaie à molinie.*

Les densités hebdomadaires soulignent (fig. 63) une variation assez particulière dont l'unité est de trois mois. La première période se situe en octobre-novembre-décembre; la suivante : fin janvier-février-mars, début avril, la troisième : juin-juillet-août. Ensuite, les variations de densités sont plus confuses.

Les thèques vides (fig. 64) fluctuent assez bien mais dans un sens totalement différent des individus vivants.

Les autocorrélations ne sont pas très élevées, (fig. 65) cependant quelques valeurs significatives situent l'allure de la courbe : au 1<sup>er</sup> décalage,  $r = +0,3616^{**}$  ; au 6<sup>e</sup> décalage :  $r = -0,3081^*$ . Bien que les corrélations passent ensuite à des valeurs négatives, la plus élevée n'est pas significative. Les corrélations passent ensuite à des valeurs négatives et au 18<sup>e</sup> décalage,  $r = -0,3709^*$ . On ne rencontre plus ensuite de corrélations significatives. En résumé, l'existence d'un cycle de 12 semaines se vérifie. On avait pu le présumer par l'analyse des densités hebdomadaires.

Les kystes de sexualité sont assez fréquents. Ils accompagnent la 1<sup>re</sup> et la 3<sup>e</sup> période.

Il est difficile de trouver la cause de cette évolution périodique trimestrielle mais il est intéressant de voir que certaines espèces s'écartent du modèle général de variation du peuplement. On aurait pu penser que les kystes étaient un facteur stimulant mais leur absence ne nous permet pas de généraliser cette interprétation aux trois périodes.

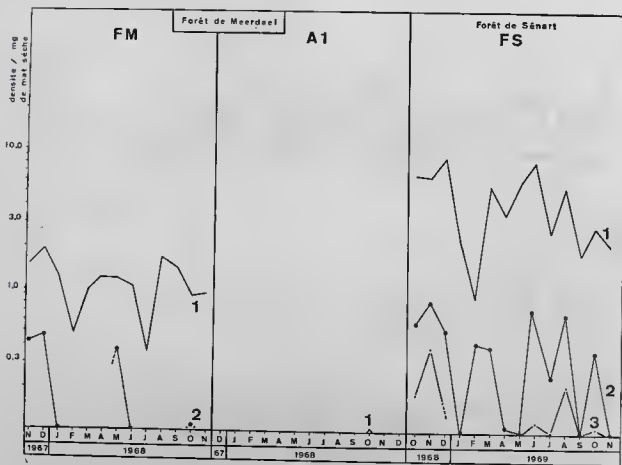


Fig. 64. — Densités moyennes mensuelles de *Tracheleuglypha acolla* : thèques vides (1), individus vivants (2) dans les trois stations.

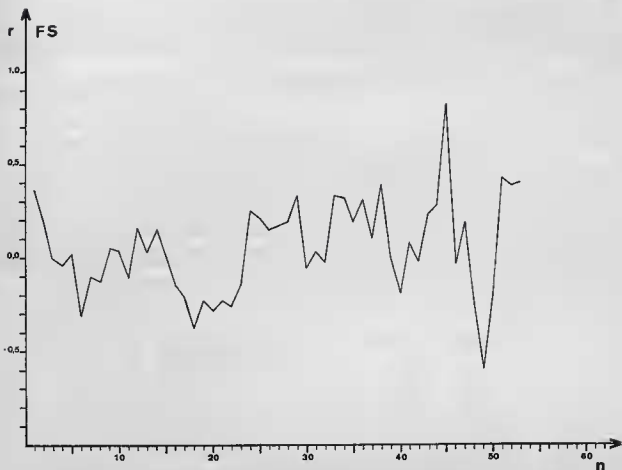


FIG. 65. — Graphe d'autocorrélation de *Tracheleuglypha acolla* dans la chênaie à molinie (d'après COÛTEAUX, 1975 a).

19) *Trinema complanatum*.

a) Chênaie à luzule.

L'espèce est assez bien représentée toute l'année. Elle est la plus abondante en décembre 1967 (7,47 individus vivants par mg de sol sec), elle diminue pendant la période prévernale et vernale, elle est absente la 1<sup>re</sup> semaine de mars et la 2<sup>e</sup> semaine de juillet. Ceci est contraire au comportement des autres espèces qui connaissent toutes une phase d'expansion printanière. Les données brutes sont toutefois peu claires (fig. 66 a).

Les moyennes mensuelles (fig. 67) montrent mieux cette variation particulière où la densité diminue de décembre à avril. Les thèques vides suivent de loin l'allure des individus vivants, quant aux individus dont la thèque est munie d'un épiphragme, elles sont très abondantes pendant la période hivernale (janvier, février) et diminuent pour atteindre un minimum en juillet.

Le graphe d'autocorrélation des individus vivants ne permet de mettre aucun cycle en évidence, celui des individus dont la thèque est munie d'un épiphragme non plus.

b) Pessière.

Les densités hebdomadaires de la pessière (fig. 66 b) présentent pas de cycle visible. Elles atteignent un maximum de 6,23 individus vivants par mg de sol sec en août mais elles sont souvent nulles en janvier, en mars, en avril, en juillet, en octobre et en décembre. C'est dire que la variation saisonnière ne paraît pas évidente. L'espèce est abondante et sa densité est très variable.

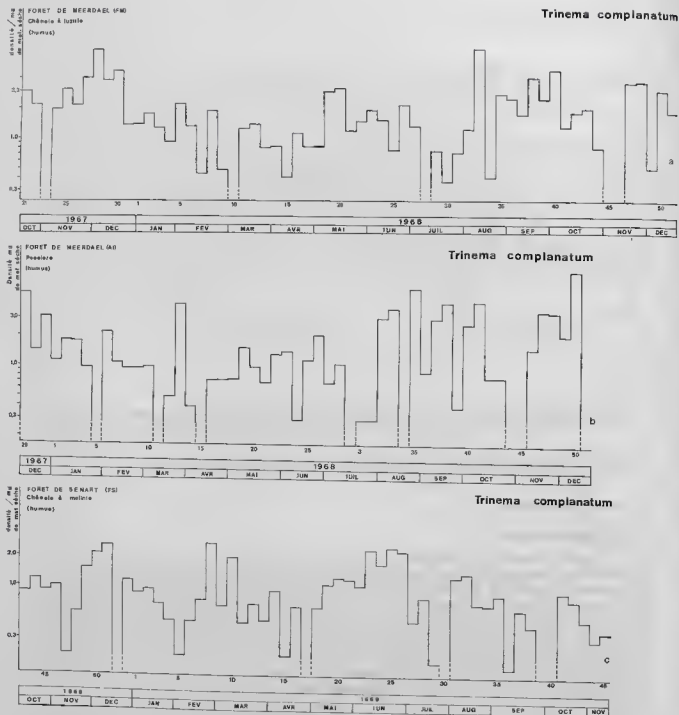


FIG. 66. — Densités hebdomadaires, de *Trinema complanatum* a : dans la chénaie à luzule, b : dans la pessière, c : dans la chénaie à molinie.

Les moyennes mensuelles (fig. 67) prouvent que avril et juillet sont les périodes où la densité est la plus faible (0,48 individus par mg de sol sec). D'août à décembre, la densité est élevée (3,75 individus par mg de sol sec en décembre). Les kystes sont rares au début de l'année, ils sont constants d'août à décembre. Les épibragnes sont surtout présents en hiver (1,00 individus par mg de sol sec en décembre) et ils sont absents en juillet.

Parmi les autocorrélations, une seule est significative au seuil de 95 %. Il s'agit du 15<sup>e</sup> décalage. Les résultats sont donc insuffisants pour mettre un cycle en évidence.

e) *Chénais à molinie*.

Les densités hebdomadaires (fig. 66 c) sont fluctuantes mais elles ne paraissent pas répondre à un facteur quelconque interne, ou externe. L'espèce est rarement absente.

Les thèques vides (fig. 67) ne suivent pas l'allure moyenne des individus vivants qui, tout en oscillant, évolue dans un sens dégressif. Les épibragnes sont rares, on en rencontre de juin à octobre.

Le graphe d'autocorrélation (fig. 68) rappelle celui de *Tracheleuglypha acolla* bien qu'il y ait peu de corrélations significatives. Les premiers minima du 6<sup>e</sup> et du 8<sup>e</sup> décalage ne sont pas significatifs. Au 20<sup>e</sup> décalage,  $r = -0,4137$ . Au 12<sup>e</sup> décalage, la corrélation est positive mais non significative et au 23<sup>e</sup> décalage,  $r = +0,3748$ . Le rythme de ce cycle n'est pas aussi précis que celui de *Tracheleuglypha acolla*, il est cependant d'environ la même durée, c'est-à-dire 12 semaines soit un peu moins de 3 mois.

Comme *Tracheleuglypha acolla*, *Trinema complanatum* ne présente pas de corrélation significative avec les facteurs de milieux. Il faut donc penser que l'espèce se trouve dans une situation d'équilibre avec les conditions de vie qui lui sont offertes. Il n'est pas exclu de penser que ce petit cycle provienne du cycle d'un élément nutritionnel puisqu'il se produit chez deux espèces.

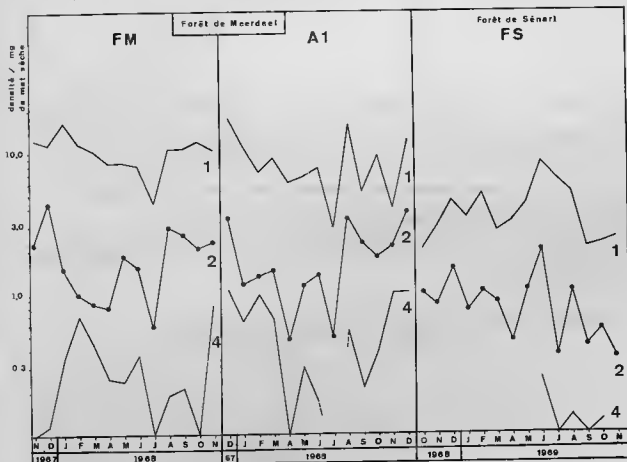


FIG. 67. — Densités moyennes mensuelles de *Trinema complanatum* : thèques vides (1), individus vivants (2), individus dont la thèque est munie d'un épibragne (3) dans les trois stations.

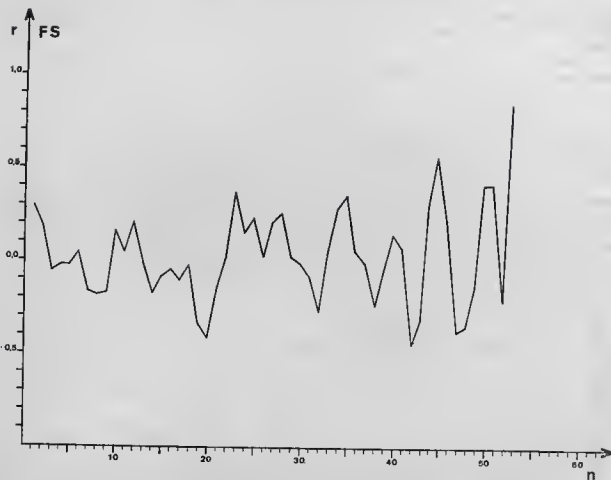


FIG. 68. — Graphe d'autocorrélation de *Trinema complanatum* dans la chênaie à molinie.

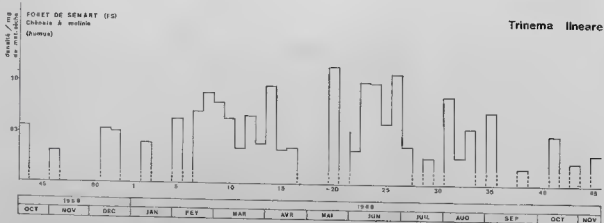


FIG. 69. — Densités hebdomadaires de *Trinema lineare* dans la chênaie à molinie.

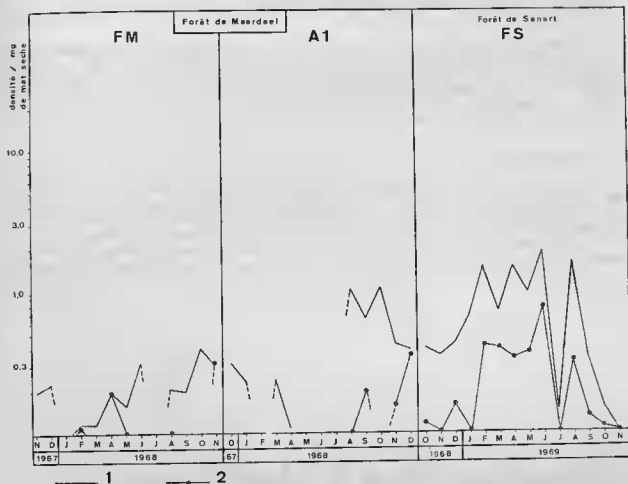


Fig. 70. — Densités moyennes mensuelles de *Trinema linearis* : thèques vides (1), individus vivants (2) dans les trois stations.

*Trinema complanatum*, espèce dominante dans les trois stations, ne présente pas de cycle manifeste. On présume qu'il en existe un de 12 semaines en Forêt de Sénart. Les facteurs écologiques de température, d'humidité n'influencent pas sa densité, ceci sera d'ailleurs précisé plus loin.

#### 20) *Trinema linearis*.

Il s'agit d'une espèce communément considérée comme ubiquiste, nous remarquons cependant qu'elle est rare en Forêt de Meerdael. En Forêt de Sénart, par contre, elle est assez abondante pour qu'on puisse en étudier les variations hebdomadaires et mensuelles.

En février, (fig. 69) mars, avril, l'espèce est bien représentée, en juin également. Le reste de l'année, elle est présente sporadiquement.

Les moyennes mensuelles sont représentées sur la fig. 70 pour les trois stations. L'espèce est présente toute l'année, dans la chênaie à molinie mais elle est surtout abondante de février à juin. En août, la densité est légèrement plus élevée.

Les thèques vides sont un peu plus abondantes que les individus vivants et l'allure de la courbe suit celle des individus vivants avec un minimum marqué en juillet.

21) *Pseudodiffugia gracilis* var. *terricola* (fig. 71).

On rencontre très peu d'individus de cette espèce en Forêt de Meerdael. En Forêt de Sénart, l'espèce est plus abondante. Elle est présente tous les mois de l'année mais surtout en décembre 1968, mars, juillet et octobre 1969. On retrouve ici la modulation trimestrielle du cycle qu'on avait observée chez *Tracheleuglypha accolla* et *Trinema complanatum*. *Pseudodiffugia gracilis* var. *terricola* est parfois enkystée ou porteuse d'épiphragme. Les kystes apparaissent en novembre, janvier et février, les épiphragmes en novembre, mars, mai et juillet mais ils sont très peu abondants.

22) *Pseudodiffugia moderi*.

L'espèce est véritablement caractéristique de la chênaie à molinie et, comme le montre la fig. 72, présente et bien représentée tout au long de l'année. Les fluctuations sont relativement importantes sans qu'on puisse voir un véritable cycle mais il faut noter la brusque diminution de densité en septembre, diminution qui correspond à la période où l'humidité actuelle descend en dessous du point de flétrissement.

Les moyennes mensuelles (fig. 73 a) atteignent trois maxima : en novembre, en mars et en août. La diminution de densité est moins remarquable car elle affecte seulement la moitié du mois. Les thèques vides

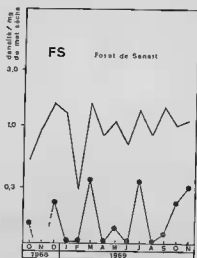


Fig. 71. — Densités moyennes mensuelles de *Pseudodiffugia gracilis* var. *terricola* thèques vides (1), individus vivants (2) en Forêt de Sénart.

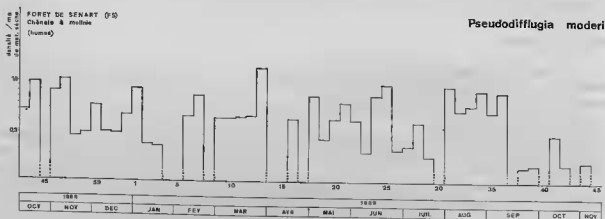


Fig. 72. — Densités hebdomadaires de *Pseudodiffugia moderi* dans la chênaie à molinie.



sont partout présentes et leurs variations paraissent indépendantes de celles des individus vivants. Nous avons rencontré des épiphragmes au mois de mars.

### 23) *Pseudodiffugia senartensis*.

L'espèce, encore plus abondante que la précédente, a aussi été rencontrée pour la première fois en Forêt de Sénart. Elle est bien représentée tout au long de l'année et depuis le mois de mai jusqu'en novembre, elle est présente dans tous les échantillonnages (fig. 74).

Le graphique des moyennes mensuelles (fig. 73 b) dénote d'une assez grande variabilité sans qu'on puisse voir un cycle quelconque.

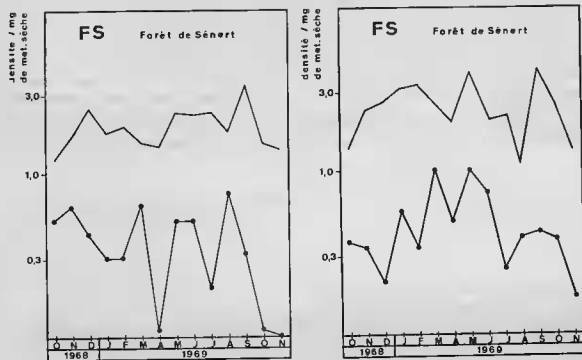


Fig. 73. — Densités moyennes mensuelles dans la chênaie à molinie : thèques vides (1), individus vivants (2), a : *Pseudodiffugia moderi*, b : *Pseudodiffugia senartensis*.

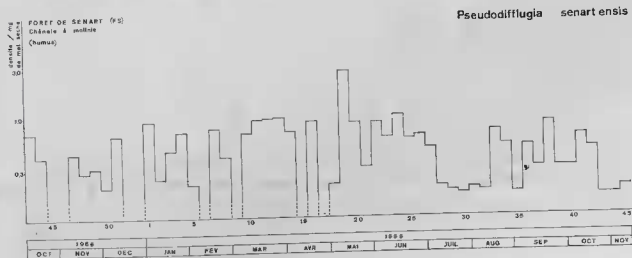


Fig. 74. — Densités hebdomadaires de *Pseudodiffugia senartensis* dans la chênaie à molinie.

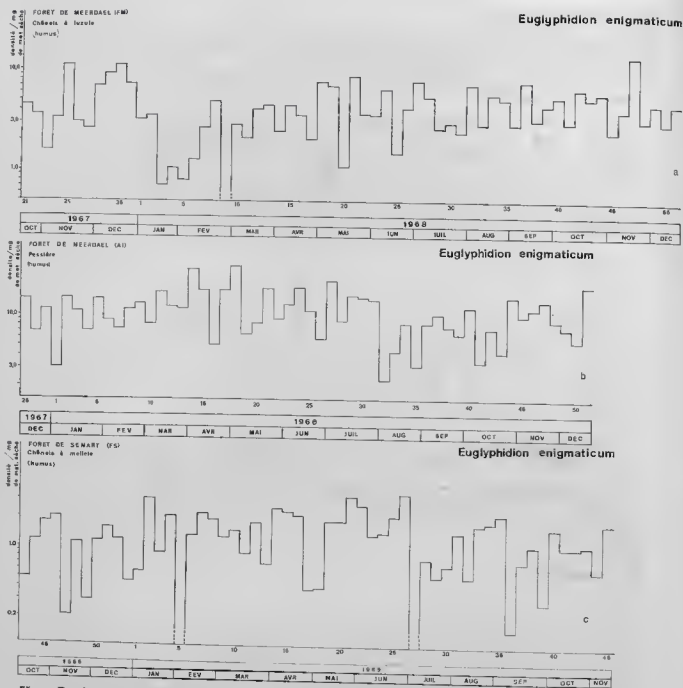


Fig. 75. — Densités hebdomadaires d'*Euglyphidion enigmaticum*, a : dans la chênaie à luzule, b : dans la pessière, c : dans la chênaie à molinie.

24) *Euglyphidion enigmaticum*.

Pour terminer, voici une espèce très abondante dans les trois stations.

a) *Chénaie à luzule*.

L'espèce est dans tous les échantillonnages sauf un (fig. 75 a) en fin février. Avant cela, on rencontre des échantillonnages un peu pauvre en janvier et en février. En dehors de ces quelques semaines pauvres, l'espèce est assez abondante tout au long de l'année et les variations sont modérées. Le maximum se situe au mois de novembre 1968 avec 13,38 individus vivants par mg de sol sec.

Les moyennes mensuelles (fig. 76) soulignent un léger déficit des mois de janvier et février puis la densité va croissant jusqu'à la fin du cycle observé. Les thèques vides sont à peine un peu plus abondantes que les individus vivants et les variations sont indépendantes. La corrélation entre ces deux données n'est pas significative. Les kystes sont relativement rares mais les individus dont la thèque est munie d'un épiphragme sont très fréquents, ils sont présents toute l'année mais leur densité est la plus faible au moins de juin.

Le graphe d'autocorrélation ne permet de distinguer aucun cycle pour cette espèce, pas plus d'ailleurs que le graphe d'autocorrélation des individus dont la thèque est munie d'un épiphragme. Aucune corrélation n'est significative.

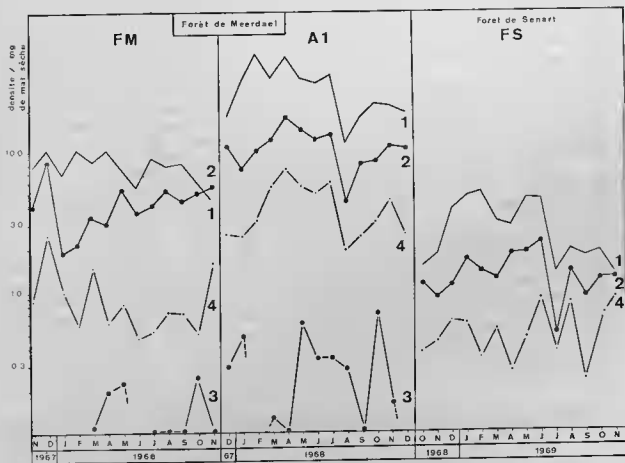


FIG. 76. — Densités moyennes mensuelles d'*Euglyphidion enigmaticum* : thèques vides (1), individus vivants (2), individus enkystés (3), individus dont la thèque est munie d'un épiphragme (4) dans les trois stations.

b) *Pessière.*

Dans cette station, *Euglyphidion enigmaticum* est l'espèce dominante. Sa densité hebdomadaire est moins variable que celle des autres espèces (fig. 75 b). La période printanière est la plus favorable. La plus grande densité est atteinte pendant la première semaine de mai (30,95 individus vivants par mg de sol sec), le minimum se situe en août avec 2,29 individus vivants par mg de sol sec.

En janvier et en août la densité moyenne mensuelle est la plus faible (fig. 76). Les mois de printemps sont très favorables. A l'approche de l'hiver, les densités ont des valeurs croissantes. Les thèques vides connaissent une variation assez analogue à celle des individus vivants et leur densité n'est pas tellement plus élevée. La corrélation entre ces deux données est significative ( $r = + 0,616^{***}$ ).

Les kystes sont plus abondants dans la pessière qu'en chênaie à luzule. On en trouve tous les mois depuis le mois de mars, les thèques munies d'épiphragmes sont très abondantes et leur variation est quasi la même que celle de la population totale.

Le graphe d'autocorrélation des individus vivants (fig. 77) est intéressant. Deux corrélations sont significatives au seuil de 95 %. Au 21<sup>e</sup> décalage,  $r = - 0,3563^*$  ; au 33<sup>e</sup>,  $r = + 0,5484^*$ . Les premières corrélations sont proches de zéro, plus loin le graphe d'autocorrélation se présente assez bien et souligne l'antagonisme entre la période printanière et estivale.

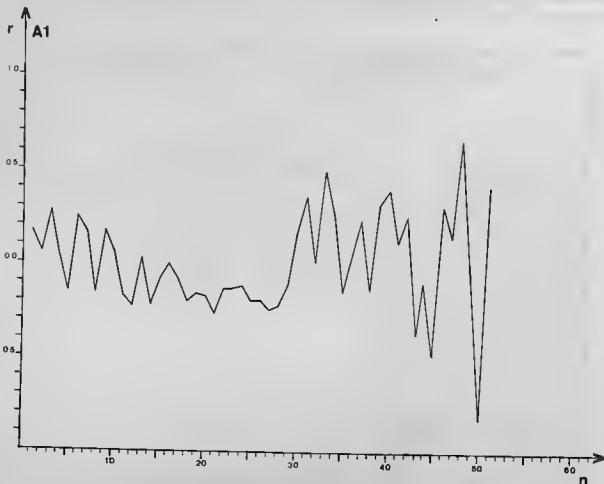


FIG. 77. — Graphe d'autocorrélation d'*Euglyphidion enigmaticum* dans la pessière.

Le graphe d'autocorrélation des individus dont la thèque est munie d'un épiphragme (fig. 78 a) est plus évocateur d'un cycle assez long. Après des corrélations significatives au seuil de 95 % au 3<sup>e</sup> décalage ( $r = + 0,3299^*$ ) les premiers minima apparaissent au 14<sup>e</sup> et au 20<sup>e</sup> décalage avec  $r = - 0,4101^*$  et  $r = - 0, 4709^*$ . Le maximum suivant se situe au 34<sup>e</sup> décalage avec  $r = + 0,6178$ . Ceci suppose un cycle de 34 semaines, c'est-à-dire un cycle d'environ 7 à 8 mois. Le même écart existe entre les deux minima de janvier et août.

### c) Chênaie à molinie.

La densité de *Euglyphidion enigmaticum* est bien plus faible dans cette station ; les densités hebdomadaires (fig. 75 c) sont assez variables mais aucun cycle ne se manifeste.

Les moyennes mensuelles (fig. 76) montrent que la population est assez stable à part un minimum au mois de juillet. Les thèques vides ont une évolution comparable à celle des individus vivants. La corrélation entre les deux données est significative au seuil de 95 % ( $r = + 0,268^*$ ).

Les individus dont la thèque est munie d'un épiphragme sont présents toute l'année avec des minima approchant 0,9 individus par mg de sol sec en juin, août et novembre 1969. Nous avons rencontré quelques individus enkystés mais il sont bien moins abondants qu'en Forêt de Meerdael.

Le graphe d'autocorrélation des individus vivants ne met pas non plus de cycle en évidence. Deux corrélations significatives au seuil de 95 % se situent l'une au 25<sup>e</sup> décalage ( $r = - 0,4337^*$ ) et l'autre au 33<sup>e</sup> décalage ( $r = + 0,4220^*$ ). Les autres corrélations oscillent autour de zéro.

Le graphe d'autocorrélation des individus dont la thèque est munie d'un épiphragme (fig. 78 b) fait penser aux cycles courts qui ont été mis en évidence pour l'ensemble du peuplement. Les cycles ne sont pas très symétriques. Les minima au 6<sup>e</sup>, au 14<sup>e</sup>, au 25<sup>e</sup> décalage sont de  $- 0,218$ ,  $- 0,245$ ,  $- 0,258$ , les maxima au 11<sup>e</sup>, au 22<sup>e</sup> et au 31<sup>e</sup> décalage sont de  $+ 0,257$ ,  $+ 0,282$ ,  $+ 0,300$ . Il s'agit de corrélations faibles, non significatives, mais on peut penser que ce cycle est partiellement responsable de celui du peuplement. Sa durée est d'environ 11 semaines.

*Euglyphidion enigmaticum*, bien qu'étant très abondante dans les trois biotopes, paraît plutôt indépendante du cycle saisonnier de leur peuplement respectif. C'est une espèce peu influencée par la variation des facteurs écologiques. Les thèques vides appartenant à cette espèce sont bien plus nombreuses que les individus vivants mais leur proportion par rapport à l'ensemble de la population est moindre que celle des autres espèces, de plus les thèques vides suivent la même évolution que les individus vivants. Ceci fait penser que les exuvies sont rapidement détruites par le milieu.

Les individus dont la thèque est munie d'un épiphragme sont moins indépendants du milieu : on verra plus loin l'influence de l'humidité actuelle mais dès maintenant, une variation cyclique a pu être observée dans deux stations.

Cette revue des espèces principales et de leurs variations hebdomadaires ou mensuelles nous amène à chercher les relations qui existent entre les populations en fonction de leur cycle. Toutes les espèces n'ont pas fait l'objet d'un calcul d'autocorrélations, seules celles dont le nombre de présence était assez élevé ont été traitées de cette manière. Parmi celles-ci, peu présentent un cycle saisonnier comparable à celui du peuplement. C'est le cas de *Phryganella acropodia*, de *Plagiopyxis declivis* par exemple. *Euglyphidion enigmaticum* par contre, bien que quantitativement très importante, ne présente de cycle nulle part. Il existe divers types de cycles, les uns d'environ 3 mois (*Tracheleuglyphia acolla* et *Trinema complanatum* dans la chênaie à molinie) d'autres de 8 à 10 semaines (individus enkystés ou dont la thèque est munie d'un épiphragme dans l'ensemble de peuplement de la Forêt de Sénart et chez les *Euglyphidion enigmaticum* munis d'un épiphragme).

En chênaie à luzule, les densités sont souvent faibles aux environs du mois de février, c'est le cas pour *Centropyxis aerophila* var. *sphagnicola*, *Centropyxis sylvatica*, *Plagiopyxis declivis*, *Phryganella acropodia*, *Phryganella paradoxa*, *Euglyphia cuspidata*, *Euglyphia laevis* var. *minor*, *Trinema complanatum* et *Euglyphidion enigmaticum*. Les mois qui suivent sont généralement plus favorables et on voit au printemps remonter les densités de *Centropyxis aerophila* var. *sphagnicola*, *Plagiopyxis declivis*, *Phryganella acropodia*, *Phryganella paradoxa*, *Euglyphia laevis* var. *minor* alors que la densité de *Tri-*

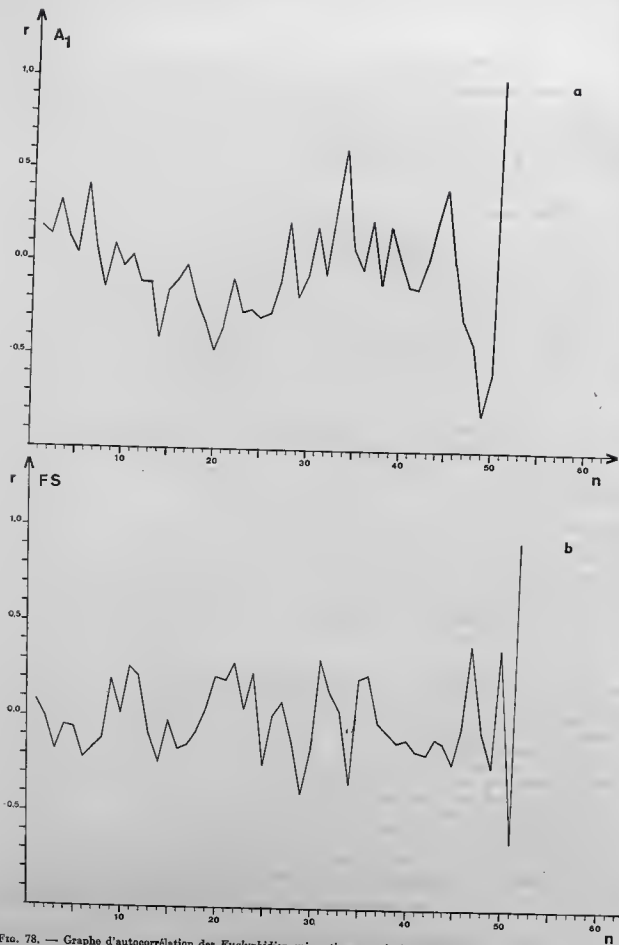


FIG. 78. — Graphe d'autocorrélation des *Euglyphidion enigmaticum* munis d'un épiphragme, a : dans la pessière, b : dans la chênaie à molinie.

*nema complanatum* continue de descendre jusqu'à l'été. Il arrive qu'un nouveau minimum apparaisse en été pour quelques espèces : *Plagiopyxis declivis*, *Trigoponyxis arcuata*, *Phryganella acropodia* et *Euglypha laevis* var. *minor*. *Plagiopyxis declivis* et *Phryganella acropodia* réamorcent même une expansion automnale et on peut voir chez ces espèces, une sorte de cycle semestriel.

Certaines espèces ne manifestent pas de cycle : *Centropyxis orbicularis*, *Centropyxis sylvatica* var. *minor*, *Hyalosphenia subflava*.

Dans la pessière, les variations cycliques sont bien plus rares, voire même inexistantes. On observe cependant que la densité de janvier, février est faible pour *Plagiopyxis declivis*, *Phryganella acropodia*, *Phryganella paradoxa*, *Corythion delamarei* et *Euphyphidion enigmaticum*, les expansions printanières caractéristiques sont rares, on peut citer *Phryganella paradoxa* et *Euglyphidion enigmaticum*. *Trinema complanatum* se comporte comme en chênaie à luzule, c'est-à-dire assez différemment des autres espèces.

Les autres espèces ne présentent pas de cycles. Ce fait est intéressant à noter quand on sait que la pessière est voisine de la chênaie à luzule et qu'elle subit l'effet des mêmes facteurs externes. Cette stabilité dans l'évolution des populations peut provenir d'un facteur extérieur les protégeant des adversités ou d'un facteur interne, tel la dominance d'*Euglyphidion enigmaticum*. Cette dominance peut en effet limiter l'évolution des populations compagnes.

En chênaie à molinie, la diminution de densité prévernale est plus rare qu'en chênaie à luzule, on l'observe pour *Plagiopyxis declivis*, *Phryganella acropodia*, *Corythion delamarei*, *Euglypha laevis* var. *minor*. L'expansion printanière est plus fréquente, elle est manifeste chez *Centropyxis aerophila* var. *sphagnicola*, *Schoenbornia visciicola*, *Phryganella acropodia* var. *penardi*, *Phryganella paradoxa* et *Trinema lineare*.

Le phénomène rencontré chez le plus grand nombre d'espèces est la diminution de densité en automne : pendant la période de déficit hydrique. Ceci s'observe chez *Centropyxis aerophila* var. *sphagnicola*, *Centropyxis sylvatica*, *Centropyxis sylvatica* var. *minor*, *Plagiopyxis declivis*, *Phryganella acropodia*, *Phryganella acropodia* var. *penardi*, *Phryganella paradoxa*, *Euglypha laevis* var. *minor*, *Pseudodiffugia moderi*. Ces trois espèces, on rencontre une sorte de cycle trimestriel, il s'agit de *Trinema complanatum*, *Tracheleuglypha acolla* et *Pseudodiffugia gracilis* var. *terricola*.

## V. — RELATIONS AVEC LES FACTEURS ÉCOLOGIQUES EXTERNES

Les variations de densité au cours de l'année peuvent être dues à un dynamisme intrinsèque au peuplement qui module le développement des populations. Cependant, il est raisonnable de penser que les facteurs abiotiques ont une part importante d'influence sur le développement des populations.

Ces relations ont été étudiées à l'aide de corrélations entre les densités de l'ensemble du peuplement vivant, des individus enkystés et ceux dont la thèque est munie d'un épiphragme et divers facteurs climatiques. Certaines espèces — les plus abondantes et les plus caractéristiques — ont fait l'objet de la même analyse.

### 1) Le peuplement.

#### a) Chênaie à luzule.

Au tableau 15, on trouve les coefficients de corrélation entre les individus vivants, kystes, épiphragmes et l'humidité actuelle, la pluviométrie, la moyenne des températures maximales hebdomadaires, la température maximale absolue, la moyenne des températures minimales hebdomadaires, la température minimale absolue.

a) *Humidité actuelle.*

Il y a une corrélation très significative entre les individus vivants et l'humidité actuelle. Cette corrélation est négative, cela signifie que pendant les périodes d'humidité maximale, la densité est la plus basse. Ce résultat est évidemment surprenant car, de prime abord, on penserait que des animaux dont les fonctions se font exclusivement par l'intermédiaire de l'eau sont favorisés par une grande quantité d'eau. Or c'est l'inverse. La plupart du temps, le peuplement est défavorisé par une trop grande quantité d'eau. Ce fait n'est, à plus ample informée, pas inexplicable car les périodes où l'humidité actuelle est la plus élevée se situent en janvier, février, mars. Durant cette période, le gel fréquent de la surface du sol immobilise une certaine quantité d'eau qui n'est plus utilisable par les Thécamoëhiens.

Il n'y a pas de relation entre les individus enkystés ou ceux dont la thèque est munie d'un épiphragme d'une part et l'humidité actuelle d'autre part.

TABLEAU 15. — Corrélations entre les individus vivants, enkystés et ceux dont la thèque est munie d'un épiphragme et quelques données climatiques dans la chaîne à luzule.

	Humidité actuelle	Pluviométrie	T° max moy.	T° max. abs.	T° min. moy.	T° min. abs.
Individus vivants	- 0,260 **	- 0,036	+ 0,138	+ 0,145	+ 0,092	+ 0,127
Kystes	- 0,212	- 0,114	+ 0,104 ***	+ 0,065	+ 0,081	+ 0,048
Épiphragmes	+ 0,250	- 0,154	- 0,353 **	- 0,342 **	- 0,416 **	- 0,322 *

\* significatif au seuil de 95 %.

\*\* significatif au seuil de 99 %.

\*\*\* significatif au seuil de 99,9 %.

b) *Pluviométrie.*

La hauteur des précipitations n'influence pas directement la densité des Thécamoëhiens, il en est de même dans les autres stations.

c) *Température.*

Diverses valeurs de température ont été étudiées : le maximum hebdomadaire moyen et le minimum absolu, le minimum hebdomadaire moyen et le minimum absolu. Les températures extrêmes nous ont paru intéressantes dans la mesure où elles auraient dépassé un seuil qui agirait sur la densité des Thécamoëhiens. En réalité, les valeurs de corrélations sont plus élevées pour les températures moyennes. Ceci pourrait vouloir dire qu'à aucun moment le seuil léthal n'a été atteint.

On a souvent considéré la température comme un facteur négligeable pour les Thécamoëhiens. Leur répartition géographique très large, leur présence à toute saison sous forme de thèques vides les a fait considérer comme indépendants du facteur thermique. Or il apparaît que les individus dont la thèque est munie d'un épiphragme sont en corrélation avec la température. Cette corrélation est significative au seuil de 99,9 % avec le minimum moyen, elle l'est au seuil de 99 % avec le maximum moyen et au seuil de 95 % avec le minimum absolu.

Cette observation est très intéressante et très nouvelle. En effet, il est fréquent de présenter l'épiphragme comme un stade protecteur, certes, mais protecteur vis-à-vis de la dessiccation et préalable à l'enkystement de longue durée. Or ici, il apparaît spécialement lié à une protection contre le froid. Il n'est pas exclu cependant que cette protection contre le froid soit une forme de protection contre la sécheresse si on admet que les périodes très froides sont des périodes de sécheresse physiologique.



b) *Pessière.*

Les corrélations entre les densités du peuplement de la pessière et les facteurs écologiques sont toutes non significatives. Il faut se rappeler la structure très élevée de ce peuplement, entièrement dominé par une seule espèce. Si cette espèce est indifférente aux actions extérieures, l'ensemble du peuplement réagira de la même manière. Ceci montre que l'étude au niveau spécifique évoque bien mieux l'impact des facteurs abiotiques sur les communautés. Chaque espèce réagit selon son éthologie propre et la somme des densités masque les particularités individuelles.

c) *Chênaie à molinie* (Tableau 16).

TABLEAU 16. — Corrélations entre les individus vivants, enkystés et ceux dont la thèque est munie d'épiphragme d'une part et quelques données climatiques d'autre part dans la chênaie à molinie.

	Humidité actuelle	Pluio- métrie	Nappe phréatique	Évapo- ration	T° max. abs.	T° min. abs.
Individus vivants	+ 0,364 **	+ 0,038	- 0,497 ***	+ 0,216	- 0,050	- 0,110
Kystes	+ 0,052	- 0,112	- 0,137	+ 0,142	- 0,102	- 0,181
Épiphragme	- 0,210	- 0,019	+ 0,072	- 0,171	+ 0,268 *	+ 0,285 *

\* significatif au seuil de 95 %.

\*\* significatif au seuil de 99 %.

\*\*\* significatif au seuil de 99,9 %.

a) *Humidité actuelle.*

La densité du peuplement varie parallèlement à la variation d'humidité actuelle. En effet, la corrélation est très significative et de plus, positive contrairement à ce qui se passe dans la chênaie à luzule. Si on compare les données d'humidité actuelle des deux stations, bien que la moyenne annuelle soit sensiblement la même, on peut se rendre compte que les extrêmes sont bien plus accentués. La période d'humidité maximale n'est pas aussi froide qu'en Forêt de Meerdael. La période d'humidité minimale est très marquée, l'humidité actuelle atteint 11,5 % au mois de septembre, soit moins que le point de flétrissement permanent. On peut voir qu'à cette période la densité diminue très nettement. Ici, contrairement à ce qu'on a pu observer en Forêt de Meerdael, une humidité actuelle élevée n'est pas particulièrement défavorable aux Thécamoebiens ; cela s'explique sans doute parce que la température moyenne du mois de décembre est moins basse en chênaie à molinie qu'en chênaie à luzule.

b) *Pluviométrie.*

Il n'y a pas de relation entre la pluviométrie et la densité des Thécamoebiens.

c) *Température.*

Ce sont, comme dans la chênaie à luzule, les individus dont la thèque est munie d'un épiphragme qui sont en relation avec la température mais comme pour les individus vivants, la relation est en sens inverse : en Forêt de Meerdael, elle était négative ; en Forêt de Sénart, elle est significativement positive, c'est-à-dire que l'épiphragme se forme pendant les périodes les plus chaudes. La présence d'épiphragmes à Meerdael pendant les périodes de gelées nous pousse à penser qu'en Forêt de Sénart aussi, il s'agit bien d'une prévention contre un risque de sécheresse qui s'annonce soit par une trop grande chaleur, soit par un trop grand froid.

## d) Niveau de la nappe phréatique.

La relation avec le niveau de la nappe phréatique nous paraît particulièrement intéressante et nous regrettons de ne pas avoir pu la faire en Forêt de Meerdael. En effet, nous obtenons une corrélation hautement significative et négative avec le niveau de la nappe. Comme cette dernière donnée est lue en référence avec la surface, la corrélation négative équivaut à dire que plus la nappe est profonde, plus la densité est faible et plus la nappe affleure, plus la densité est élevée. Cette corrélation avec le niveau de la nappe phréatique est particulièrement intéressante si on se rappelle que la remontée de la nappe a été très tardive en 1969 et ceci en raison de la pluviométrie très faible de l'automne 1968. Nous ne pensons pas qu'il faille attribuer au niveau de la nappe elle-même, la corrélation qui apparaît. En effet, en son point maximum, la nappe se trouve encore à — 50 cm du sol, or les Thécamoebiens ne vivent qu'à la surface du sol. Inutile de rappeler ici la complexité du problème de la disponibilité en eau pour les animaux se situant presque à la surface du sol et dépendant de cet ensemble de facteurs qui sont : la pluviométrie, la pluviosité, l'évaporation, le niveau de la nappe phréatique...

## e) Évaporation.

On peut se demander également la part jouée par l'évaporation. La mesure se fait au niveau du sol et sur une surface libre. Le Thécamoebien, lui, est protégé par le niveau superficiel de litière et les pores qui l'abritent ne subissent pas cette évaporation directe.

Aucune corrélation significative n'apparaît ni pour l'ensemble des individus vivants, ni pour ceux qui sont enkystés ou ceux dont la thèque est munie d'un épiphragme.

Si on observe l'allure des variations du niveau de la nappe phréatique et celle de l'évaporation, on remarque que la première est très régulière alors que la seconde connaît des oscillations considérables mais dans l'ensemble, l'évolution des courbes suit la même allure saisonnière. Dès lors, peut-être pourrait-on imputer aux oscillations la mauvaise corrélation. Le Thécamoebien répondrait au phénomène moyen d'évaporation traduit finalement par le niveau de la nappe phréatique. Rappelons qu'en Forêt de Meerdael, on obtient de meilleures corrélations avec les moyennes de température qu'avec les extrêmes. C'est dire que malgré le caractère fluctuant de la densité des Thécamoebiens, c'est bien le phénomène global qui les détermine.

Dans les deux chênaies, le peuplement répond assez sensiblement aux conditions de milieu. Cependant, on remarque que ces réponses se font parfois dans un sens différent.

Les facteurs d'humidité sont en corrélation avec les individus vivants, les facteurs de température avec les thèques munies d'un épiphragme quant aux individus enkystés, ils ne présentent aucune corrélation avec rien, nulle part.

Malgré les contradictions apparentes de ces résultats, nous pensons qu'on peut attribuer aux facteurs hydriques sous ses diverses formes les relations qui ont pu être mises en évidence, en tenant compte du fait que le froid pourrait être à l'origine d'une sécheresse d'ordre physiologique.

## 2) Les populations.

— *Centropyxis aerophila* var. *sphagnicola*.

Nous avons mesuré les corrélations entre cette espèce et l'humidité actuelle, les températures maximales et minimales absolues dans la chênaie à luzule et la chênaie à molinie. En plus, dans cette dernière, nous avons calculé les corrélations avec l'évaporation et le niveau de la nappe phréatique. Aucune de ces valeurs n'est significative.

— *Centropyxis sylvatica* var. *minor*.

Les relations de cette variété avec les facteurs écologiques n'ont été étudiées qu'en Forêt de Sénart où la densité est plus élevée que dans les autres stations (Tableau 17).

TABLEAU 17. — Corrélations entre *Centropyxis sylvatica* var *minor* et quelques facteurs climatiques dans la chênaie à molinie.

Humidité actuelle	Niveau de la nappe	Évapo- ration	T° max. abs.	T° min. abs.
+ 0,2925 *	- 0,2989 *	+ 0,2274	+ 0,0265	+ 0,00189

\* significatif au seuil de 95 %.

C'est avec les facteurs d'humidité que les corrélations sont les plus élevées. Avec l'humidité actuelle, la corrélation est positive, c'est-à-dire que les variations de densité de *Centropyxis sylvatica* var. *minor* vont dans le même sens que celles de l'humidité actuelle. Avec le niveau de la nappe, la corrélation est négative comme c'est le cas pour le peuplement.

En conclusion, en Forêt de Sénart, l'humidité est un facteur influent pour *Centropyxis sylvatica* var. *minor*.

#### — *Plagiopyxis callida*.

Les corrélations entre cette espèce et les divers facteurs écologiques ne donnent aucune valeur significative.

#### — *Plagiopyxis declivis*.

Dans la Forêt de Meerdael, les corrélations avec l'humidité actuelle et les températures maximales absolues ne sont pas significatives. Dans la Forêt de Sénart, les corrélations sont plus intéressantes et l'analyse des individus dont la thèque est munie d'un épiphragme donne des indications complémentaires (tableau 18). Les corrélations avec les individus enkystés ne sont pas significatives.

TABLEAU 18. — Corrélations entre *Plagiopyxis declivis* et quelques facteurs climatiques dans la chênaie à molinie.

	Humidité actuelle	Niveau de la nappe	Évapo- ration	T° max. abs.	T° min. abs.
Individus vivants	- 0,0151	- 0,2818 *	+ 0,2208	+ 0,2609 *	+ 0,2360
Épiphragme	- 0,2886 *	+ 0,1423	- 0,0239	+ 0,2310	+ 0,1924

\* significatif au seuil de 95 %.

Pour l'ensemble des *Plagiopyxis declivis* vivants, la corrélation est significative avec le niveau de la nappe phréatique et avec la température maximale absolue. Avec le niveau de la nappe, la corrélation est négative ainsi qu'on l'a observé pour l'ensemble du peuplement.

C'est avec la température maximale absolue que la corrélation est significative, la corrélation avec la température minimale est, par ailleurs, assez élevée. La corrélation est positive, c'est-à-dire que la densité varie dans le même sens que la température. On peut rappeler l'observation faite à ce sujet lors de l'étude de la variation saisonnière où on voit la densité de la population diminuer parallèlement à un abaissement de la température du mois d'avril.

Les *Plagiopyxis declivis* munis d'un épiphragme sont en corrélation négative avec l'humidité actuelle, c'est-à-dire que la densité des épiphragmes augmente quand l'humidité actuelle diminue. On peut invoquer ici, sans doute, le rôle protecteur de cette formation.

— *Trigonopyxis arcuata*.

Cette espèce est très importante dans les trois biotopes, aussi a-t-elle fait l'objet de calcul de corrélations dans les trois stations.

## 1) Forêt de Meerdael.

TABLEAU 19. — Corrélations entre *Trigonopyxis arcuata* et quelques facteurs climatiques dans la Forêt de Meerdael.

	Humidité actuelle	T° max abs.	T° min. abs.
FM	+ 0,0328	— 0,0573	— 0,1106
A <sub>1</sub>	+ 0,3081 *	— 0,0758	— 0,2034

\* significatif au seuil de 95 %.

La seule corrélation à retenir du tableau 19 est celle avec l'humidité actuelle de la pessière. Notons que c'est la seule espèce, dans la pessière qui soit en corrélation avec l'humidité actuelle. La corrélation positive signifie que les variations de densités se font dans le même sens que celle de l'humidité actuelle.

## 2) Forêt de Sénart.

TABLEAU 20. — Corrélations entre *Trigonopyxis arcuata* et quelques facteurs climatiques dans la Forêt de Sénart.

Humidité actuelle	Niveau de la nappe	Évapo- ration	T° max. abs.	T° min. abs.
+ 0,2245	+ 0,0004	— 0,0312	— 0,2841 *	— 0,1958 *

\* significatif au seuil de 95 %.

Cette série de corrélation montre les différences de comportement des espèces selon les stations. Ici, l'influence de l'humidité n'apparaît pas. La température, au contraire, est en corrélation négative avec la densité, c'est-à-dire que la densité est la plus élevée quand les températures sont basses. Cette différence entre station nous invite à nuancer notre interprétation concernant les corrélations et avant de voir une influence de tel facteur sur telle espèce, nous préférons interpréter les faits comme une coïncidence. Le ou les facteurs responsables des fluctuations saisonnières n'agissent jamais isolément. Souvent celui que l'écologiste peut mesurer ne constitue qu'un aspect de l'ensemble des facteurs en jeu.

— *Hyalosphenia subflava*.

Aucune corrélation entre les facteurs écologiques et les densités de cette espèce n'est significative.

— *Schoenbornia viscidola*.

*Schoenbornia viscidola*, comme *Centropyxis sylvatica* var. *minor* est sensible aux facteurs d'humidité (Tableau 21). Les corrélations avec l'humidité actuelle et le niveau de la nappe sont intéressantes à cet égard.

TABLEAU 21. — Corrélations entre *Schoenbornia viscidola* et quelques facteurs climatiques dans la Forêt de Sénart.

Humidité actuelle	Niveau de la nappe	Évapo- ration	T° max. abs.	T° min. abs.
+ 0,2708 *	— 0,3298 **	+ 0,2055	— 0,0233	— 0,0778

\* Significatif au seuil de 95 %.

\*\* Significatif au seuil de 99 %.

— *Phryganella acropodia*.

Les relations avec les facteurs écologiques sont intéressantes car cette espèce occupe une place quantitative importante dans l'ensemble du peuplement.

1) *Chênaie à luzule* (Tableau 22).a) *Humidité actuelle*.

La corrélation entre les individus vivants et l'humidité actuelle est négative et hautement significative, les périodes humides sont donc néfastes à *Phryganella acropodia*. Pour cette espèce, la corrélation est plus forte que pour le peuplement entier. On peut donc penser que *Phryganella acropodia* est responsable en grande partie de la corrélation négative qui lie les individus vivants du peuplement à l'humidité actuelle. Cependant, comme nous l'avons dit pour l'ensemble du peuplement, ce n'est sans doute pas l'excès d'eau qui handicape l'espèce mais plutôt le concours de l'eau et de la température, entraînant un gel fréquent du sol et partant une sécheresse physiologique.

TABLEAU 22. — Corrélations entre *Phryganella acropodia* et quelques facteurs climatiques dans la chénaie à luzule.

	Humidité actuelle	Pluvio- métrie	T° max. moy.	T° max. abs.	T° min. moy.	T° min abs.
Individus vivants	— 0,428 ***	— 0,128	+ 0,252 *	+ 0,240	+ 0,190	+ 0,196
Kystes	— 0,325 **	— 0,136	+ 0,258 *	+ 0,199	+ 0,235	+ 0,211

\* Significatif au seuil de 95 %.

\*\* Significatif au seuil de 99 %.

\*\*\* Significatif au seuil de 99,9 %.

La corrélation entre les kystes et l'humidité actuelle est négative et significative aussi. On se rappellera que la durée de leur cycle est la même que celle des individus vivants. Si les kystes pré-

sentent des similitudes évidentes avec les individus vivants, ceci n'a rien d'étonnant. En effet, les périodes d'expansion correspondent évidemment à des phases de reproduction. Il serait d'ailleurs juste de penser que c'est à partir du développement des kystes que la population prend une importance quantitative considérable.

### b) Pluviométrie.

La pluviométrie n'a pas d'influence directe sur l'espèce.

### c) Température.

Seule la température maximale moyenne présente une corrélation positive et significative avec l'espèce et avec ses kystes. On rejoint l'idée exposée plus haut pour l'humidité actuelle. Il est certain que le cycle d'humidité actuelle joue en sens inverse de celui de la température et qu'il faut voir l'influence combinée des deux facteurs. Il est à supposer que la température a une incidence plus réduite que l'humidité actuelle.

Les kystes ont un comportement analogue vis-à-vis de la température et vis-à-vis de l'humidité actuelle. Nous pensons d'ailleurs qu'il faut y voir aussi l'influence des kystes sur le développement de la population.

### 2) Pessière.

Il n'est pas nécessaire de noter les résultats des corrélations calculées puisqu'aucune n'est significative. Dans la pessière, il en était de même pour l'ensemble du peuplement. Il est certain que le cycle lui-même était très peu net. Il s'agit d'une station nettement plus humique que les deux autres à cause de sa litière d'épicéa. Est-ce que le biotope offre une situation telle que les fluctuations des facteurs écologiques ne sont jamais contraignantes pour certaines de ses populations ? Est-ce qu'on peut imaginer que le peuplement a atteint un équilibre et vit dans un état de stabilité indépendamment des adversités du lieu et du temps ? Si c'est là l'explication de cette absence de cycle et de corrélation avec les facteurs de milieu, il faudrait encore trouver le ou les facteurs particuliers à ce biotope et qui différencient celui-ci des chênaies. Nous avons pensé qu'en chênaie à luzule, le froid et le gel étaient des facteurs limitants. Ce froid et ce gel s'exercent aussi intensément dans la pessière. On peut sans doute trouver une explication dans la litière épaisse et aérée de l'épicéa, cette litière constituant un écran thermique intéressant ; d'autre part, le couvert forestier permanent crée un microclimat moins rigoureux.

### 3) Chênaie à *molinie* (Tableau 23).

TABLEAU 23. — Corrélations entre *Phryganella acropodia* et quelques facteurs climatiques dans la chênaie à *molinie*.

	Humidité actuelle	Pluio- métrie	Niveau de la nappe	Évapo- ration	T° max. abs.	T° min. abs.
Individus vivants	+ 0,457 ***	0,006	- 0,555 ***	+ 0,267 *	- 0,087	- 0,144
Kystes	+ 0,164	- 0,024	- 0,252 *	+ 0,098	- 0,049	- 0,099

\* Significatif au seuil de 95 %.

\*\*\* Significatif au seuil de 99,9 %.

### a) Humidité actuelle.

Avec l'humidité actuelle, la corrélation est hautement significative. Comme dans la chênaie

à luzule, la corrélation est plus élevée que celle du peuplement. Cependant contrairement à la chénaie à luzule, la corrélation est positive, la teneur en eau du sol est d'autant plus favorable à l'espèce qu'elle est plus élevée. L'interprétation du phénomène a été exposée lors de l'étude des relations entre le peuplement et les facteurs écologiques. La carence en eau utilisable est en définitive un facteur limitant pour la population.

Les kystes sont indépendants de ce facteur.

b) *Pluviométrie, Température.*

Ces deux facteurs n'ont fourni aucune corrélation significatives avec *Phryganella acropodia*.

c) *Niveau de la nappe phréatique.*

La corrélation de *Phryganella acropodia* avec le niveau de la nappe phréatique est négative et hautement significative. Elle est plus élevée que celle du peuplement. C'est d'ailleurs le facteur qui fournit la corrélation la plus élevée. Rappelons que cette corrélation signifie que plus la nappe est profonde, moins la population est dense. On peut toujours se demander quelle influence peut jouer le niveau de la nappe qui se trouve toujours à bonne distance de la surface du sol, à l'échelle du Thécamoebien. Mais on sait que corrélation ne signifie pas relation causale directe. Il est certain qu'il y a un facteur hydrique en cause, que ce facteur est lié au niveau de la nappe phréatique. Nous n'en voulons pour preuve que le fait de la remontée tardive de la nappe cette année-là : *Phryganella acropodia* est malgré cela en corrélation avec ce facteur ; bien plus, même les kystes (dont on n'a pas pu mettre de cycle en évidence) sont en relation avec ce facteur.

d) *Évaporation.*

Avec l'évaporation, la corrélation est également positive et significative pour les individus vivants. La corrélation des kystes avec le même facteur n'est pas significative.

En chénaie à molinie, c'est le facteur hydrique qui a le plus grand impact sur la densité de *Phryganella acropodia*. Ce facteur hydrique se traduit de différentes manières : humidité actuelle, niveau de la nappe phréatique, évaporation. Que la nappe phréatique soit le facteur principal peut paraître étonnant. Nous nous demandons si cette prépondérance ne vient pas tout simplement du fait que ce facteur évolue selon un mode de variabilité peu élevée et traduit en quelque sorte l'évolution moyenne du facteur hydrique local. Ceci peut paraître vouloir limiter la valeur de ce facteur : bien au contraire, c'est le facteur de base du mouvement de l'eau dans le sol.

En conclusion, *Phryganella acropodia*, cette espèce si répandue au niveau édaphique et très tolérante puisqu'on la trouve partout, n'est pas indifférente aux facteurs de milieu. Ses variations cycliques et ses corrélations avec les facteurs écologiques montrent qu'elle est sensible aux modifications du facteur hydrique, soit par le gel, soit par la chaleur. La présence d'individus enkystés est un signe du développement important de l'espèce.

— *Phryganella acropodia* var. *penardi*.

TABLEAU 24. — Corrélations entre *Phryganella acropodia* var. *penardi* et quelques facteurs climatiques dans la chénaie à molinie.

Humidité actuelle	Niveau de la nappe	Évapo- ration	T° max. abs.	T° min. abs.
— 0,1381	— 0,2693 *	+ 0,2913 *	+ 0,2758 *	+ 0,1032

\* Significatif au seuil de 95 %.

Les corrélations ont été calculées sur les données de la Forêt de Sénart, la seule station assez riche pour ce calcul (Tableau 24).

Pour cette espèce, certains facteurs d'humidité et certains facteurs de température sont importants. Alors que la corrélation avec l'humidité actuelle n'est pas significative, celle avec le niveau de la nappe est significativement négative et celle avec l'évaporation est significativement positive. Ceci montre bien que les mesures d'humidité n'exercent pas la même influence puisque le cycle de cette espèce, en plus d'être lié au cycle du niveau de la nappe phréatique, est en corrélation avec l'évaporation mais pas avec l'humidité actuelle. L'absence de l'espèce pendant le début de la période étudiée correspond à la remontée assez tardive de la nappe malgré une humidité actuelle relativement normale. Quant à l'évaporation, il s'agit dans la chênaie à molinie d'un phénomène essentiellement printanier qui correspond à la période d'activité de *Phryganella acropodia*.

La densité hebdomadaire de cette espèce se trouve en corrélation avec la température, c'est le maximum absolu qui présente le meilleur accord, la corrélation est positive et significative au seuil de 95 %.

— *Phryganella paradoxa*.

Cette espèce ne présente aucune corrélation significative avec les facteurs écologiques. Les graphes d'autocorrélation ne montraient, on se rappelle, aucune variation cyclique.

— *Corythion delamarei* (Tableau 25).

Les corrélations entre cette espèce et les facteurs écologiques ont été calculées pour les stations de la pessière et de la chênaie à molinie. Dans la pessière, aucune corrélation n'est significative. En Forêt de Sénart, les corrélations avec le niveau de la nappe phréatique et l'évaporation sont très significatives, comme chez *Phryganella acropodia* var. *penardi*. Il s'agit encore d'une espèce dont l'essor printanier est important.

— *Tracheleughypha acolla*.

Cette espèce ne présente aucune corrélation significative avec les facteurs écologiques de la Forêt de Sénart.

TABLEAU 25. — Corrélations entre *Corythion delamarei* et quelques facteurs climatiques en Forêt de Sénart.

Humidité actuelle	Niveau de la nappe	Évaporation	T° max. abs.	T° min. abs.
+ 0,0712	— 0,3266 **	+ 0,3360 **	+ 0,0978	+ 0,0321

\*\* Significatif au seuil de 99 %.

— *Trinema complanatum*.

1) *Chênaie à luzule*.

Les relations entre cette espèce et les facteurs de milieu sont intéressantes. En général, les individus vivants ne présente pas de corrélations significatifs. Les individus dont la thèque est munie d'un épiphragme sont en corrélation avec divers facteurs à l'exception de la pluviométrie.



TABLEAU 26. — Corrélations entre *Trinema complanatum* et quelques facteurs climatiques dans la chénaie à luzule.

	Humidité actuelle	Pluvio- métrie	T° max. moy.	T° max. abs.	T° min. moy.	T° min. abs.
Individus vivants	+ 0,113	+ 0,444	- 0,096	- 0,103	- 0,057	- 0,005
Épiphragmes	+ 0,267 *	- 0,169	- 0,368 **	- 0,333 **	- 0,412 ***	- 0,312 *

\* Significatif au seuil de 95 %.

\*\* Significatif au seuil de 99 %.

\*\*\* Significatif au seuil de 99,9 %.

## a) Humidité actuelle.

La corrélation entre les individus dont la thèque est munie d'un épiphragme et l'humidité actuelle est positive et significative. Ceci semblerait vouloir dire que les épiphragmes se forment pendant les périodes humides. Il est certain qu'un excès d'eau (particulièrement en période froide) est un facteur nuisible au peuplement. *Trinema complanatum* se protège de cette nuisance par la formation d'un épiphragme qui limite momentanément les rapports de l'individu avec le milieu ambiant.

## b) Température.

Les corrélations sont très significatives avec les températures maximales moyenne et absolue, hautement significative avec la température minimale moyenne et significative avec la température minimale absolue. Toutes sont négatives. Ceci correspond bien à la corrélation avec l'humidité actuelle puisque température et humidité ont des cycles inversés. On voit ainsi que les périodes à basse température sont plus riches en individus munis d'un épiphragme.

Il est difficile de dire quel est le facteur le plus déterminant puisqu'il sont en définitive tous liés. La corrélation la plus forte n'est pas nécessairement la plus influente, biologiquement. Ici, c'est sans doute le facteur le plus moyen.

## 2) Pessière.

*Trinema complanatum* est avec *Trigonopyxis arcuata* une des rares espèces qui présente, dans cette station, des corrélations significatives avec des facteurs écologiques. Même l'ensemble du peuplement n'avait pas montré de corrélation. Ici, comme dans la chénaie à luzule, les corrélations ne sont significatives qu'avec les individus dont la thèque est munie d'un épiphragme et seul le facteur de température donne des corrélations significatives. Elles sont négatives pour tous les modes d'expression de la température; les épiphragmes sont donc plus nombreux quand la température est basse et plus rares, voire absents, quand la température est élevée, ceci apparaît d'ailleurs au graphique des densités moyennes mensuelles.

TABLEAU 27. — Corrélations entre *Trinema complanatum* et quelques facteurs climatiques dans la pessière

	Humidité actuelle	Pluvio- métrie	T° max. moy.	T° max. abs.	T° min. moy.	T° min abs.
Individus vivants	+ 0,030	+ 0,161	+ 0,005	- 0,030	- 0,009	+ 0,010
Épiphragmes	+ 0,192	+ 0,094	- 0,360 **	- 0,398 **	- 0,418 **	- 0,409 **

\*\* Significatif au seuil de 99 %.

En Forêt de Sénart, les corrélations ne sont pas significatives, ni avec des individus vivants, ni avec les épiphragmes.

— *Euglypha cuspidata*.

Les corrélations calculées dans la chênaie à luzule ne sont pas significatives.

— *Euglypha laevis* var. *minor*.

Seules les données de la chênaie à molinie permettent le calcul des corrélations.

TABLEAU 28. — Corrélations entre *Euglypha laevis* var. *minor* et quelques facteurs climatiques dans la chênaie à molinie.

Humidité actuelle	Niveau de la nappe	Évaporation	T° max. abs.	T° min. abs.
+ 0,0477	— 0,2566 *	+ 0,0380	+ 0,2483	+ 0,2101

\* Significatif au seuil de 95 %.

C'est seulement avec le niveau de la nappe que la corrélation est significative. Négative comme pour toutes les autres espèces, elle signifie que la densité est la plus élevée quand la nappe affleure.

— *Euglypha rotunda*.

Les corrélations entre la densité de cette espèce et les facteurs écologiques ont été calculées dans les deux chênaies mais aucune valeur n'est significative.

— *Euglyphidion enigmaticum*.

1) Chênaie à luzule (Tableau 29).

Les corrélations entre les facteurs écologiques et l'ensemble des individus vivants ne sont pas significatives. Par contre, celles entre ces facteurs et les individus dont la thèque est munie d'un épiphragme sont significatives pour certains facteurs d'humidité et de température ; ainsi pour l'humidité actuelle, la corrélation est significative au seuil de 99 % et positive. Pour les températures maximales et minimales moyennes, la corrélation est négative au seuil de 95 % c'est-à-dire que pendant les périodes les plus chaudes, la densité est la plus faible. Remarquons que les corrélations se font dans le même sens que pour les *Trinema complanatum* munis d'un épiphragme.

TABLEAU 29. — Corrélations entre *Euglyphidion enigmaticum* et quelques facteurs climatiques dans la chênaie à luzule.

	Humidité actuelle	Pluvio- métrie	T° max. moy.	T° max. abs.	T° min. moy.	T° min. abs.
Individus vivants	— 0,0615	— 0,0460	+ 0,1276	+ 0,1700	+ 0,0736	+ 0,1368
Épiphragmes	+ 0,3968 **	— 0,0446	— 0,2636 *	— 0,2307	— 0,3086 *	— 0,1955

\* Significatif au seuil de 95 %.

\*\* Significatif au seuil de 99 %.

Dans la pessière et dans la chênaie à molinie, les corrélations ne sont pas significatives.

— *Pseudodiffugia moderi*.

Aucune corrélation entre les densités de cette espèce et les facteurs écologiques de la Forêt de Sénart n'est significative.

— *Pseudodiffugia senartensis* (Tableau 30).

TABLEAU 30. — Corrélations entre *Pseudodiffugia senartensis* et quelques facteurs climatiques dans la chênaie à molinie.

Humidité actuelle	Niveau de la nappe	Évaporation	T° max. abs.	T° min. abs.
+ 0,1009	— 0,2639 *	+ 0,2360	+ 0,0902	+ 0,0584

\* Significatif au seuil de 95 %.

Seule la corrélation avec le niveau de la nappe phréatique est significative au seuil de 95 %. On a vu par ailleurs que c'était le facteur qui a réuni le plus de corrélations significatives.

En conclusion, parmi les facteurs étudiés, un seul n'est jamais en relation avec le peuplement, ni aucune espèce prise isolément et ceci dans aucune station, il s'agit de la pluviométrie.

Dans la chênaie à luzule, les corrélations entre la température d'une part, les *Trinema complanatum* munis d'un épiphragme et les *Euglyphidion enigmaticum* munis d'un épiphragme d'autre part sont négatives et comme ces deux populations sont abondantes, il s'en suit que la corrélation entre la température et la fraction du peuplement total dont la thèque est munie d'un épiphragme est également négative. Ces deux espèces se protègent donc par un épiphragme pendant l'hiver. Par contre, les corrélations entre la température et *Phryganella acropodia* et ses kystes sont positives.

TABLEAU 31. — Récapitulatif du sens des corrélations entre facteurs écologiques et populations. H.A. : humidité actuelle ; T° : température ; N.P. : niveau de la nappe phréatique ; Ev. : évaporation ; épi : individus dont la thèque est munis d'un épiphragme.

	FM		A <sub>1</sub>		FS			
	H.A.	T°	H.A.	T°	H.A.	T°	N.P.	Ev.
Total	—				+		—	
Tot. épi.		—				+		
C.s.m.					+			—
P.d.					+			
P.d. épi.					—			
Trig.			+			—		
Sch.v.					+			—
P.a.	—	+			+			+
P.a. kystes	—	+						—
P.a.p.								—
C. del.								+
T.c. épi.	+	—		—				—
E.l.m.								—
Eugl. épi.	+	—						—
Ps. sen.								—

Comme la température évolue en sens inverse de l'humidité actuelle, il n'est pas étonnant de voir que les corrélations d'une population de la chênaie à luzule sont positives avec l'humidité actuelle quand elles sont négatives avec la température et vice versa. Elles sont, ainsi, positives avec les *Trinema complanatum* munis d'épiphragme et les *Euglyphidion enigmaticum* munis d'épiphragme et négatives avec *Phryganella acropodia* et ses kystes.

Dans la pessière, il y a peu de corrélations significatives, à l'exception de *Trigonopyxis arcua* avec l'humidité actuelle et les *Trinema complanatum* munis d'un épiphragme avec la température.

Dans la chênaie à molinie, les corrélations entre la température et la densité des Thécamoébiens est rarement significative. Les corrélations entre la température et les Thécamoébiens munis d'un épiphragme sont positives celle avec *Trigonopyxis arcua* est négative.

Les corrélations avec l'humidité actuelle sont positives pour l'ensemble du peuplement, pour *Centropyxis aerophila* var. *sphagnicola*, *Plagiopyxis declivis*, *Schoenbornia visciola* et *Phryganella acropodia*. La corrélation entre l'humidité actuelle et les *Plagiopyxis declivis* munis d'un épiphragme est négative.

Avec le niveau de la nappe phréatique, les corrélations sont toujours négatives. Elles sont significatives pour l'ensemble du peuplement, pour *Centropyxis sylvatica* var. *minor*, *Plagiopyxis declivis*, *Schoenbornia visciola*, *Phryganella acropodia* et ses kystes, *Phryganella acropodia* var. *penardi*, *Corythion delamarei*, *Euglyphis laevis* var. *minor* et *Pseudodifflugia senartensis*. Parmi ces espèces, trois (*Phryganella acropodia*, *Phryganella acropodia* var. *penardi* et *Corythion delamarei*) sont en corrélation positive avec l'évaporation.

Soulignons l'importance du niveau de la nappe phréatique. C'est le facteur qui présente le plus de corrélations significatives avec les Thécamoébiens. Sans le mettre directement en cause, nous pensons qu'il traduit le complexe des conditions hydriques auquel est soumise cette faune.

Tous ces résultats prouvent clairement l'impact du milieu sur son peuplement thécamoébien. Ils soulignent, une fois de plus, des comportements spécifiques caractéristiques.

## VI. — SYNÉCOLOGIE DYNAMIQUE

Dans un peuplement, la fluctuation saisonnière est un phénomène complexe auquel participe chaque espèce, selon l'intensité de sa dépendance au milieu et selon son éthologie propre. Nous avons décrit dans les paragraphes III et IV de la 3<sup>e</sup> partie, les variations saisonnières du peuplement c'est-à-dire de la somme des densités des différentes espèces ; ensuite les variations saisonnières des espèces principales. Mais en réalité, ces variations saisonnières spécifiques ne sont pas indépendantes et le peuplement n'est pas une somme d'espèces.

Nous avons donc pensé qu'il était nécessaire d'étudier le cycle à la fois d'une manière globale, c'est-à-dire en tenant compte de toutes les espèces et d'une manière analytique, c'est-à-dire en tenant compte de la part qu'elles prennent dans l'ensemble. L'analyse factorielle (THOMPSON, 1950) permet d'aborder le problème dans sa complexité. Bonnet, en 1964, utilisait la méthode pour faire apparaître, à partir des relevés, les affinités spécifiques ou associations et les aspects de différents faciès dans les peuplements thécamoébiens des Pyrénées-Orientales. Cette méthode, Bonnet l'a utilisée fréquemment ultérieurement, soit pour étudier des Thécamoébiens (BONNET, 1966 a et b, 1967 a et b, 1969), soit pour étudier d'autres groupes animaux (BONNET, CASSAGNAU et IZARRA, 1970). En 1960, Dagnélie proposait l'utilisation de l'analyse factorielle dans les communautés végétales. Gaspar (1971) appliquait la méthode à des peuplements de fourmis. Il s'agit dans tous les cas de comparaisons entre relevés ou entre peuplements de différents biotopes afin de mettre en évidence des groupements écologiques liés à des caractères du milieu. Notre problème est différent. La comparaison entre biotopes sera étudiée plus loin et il n'est de toute manière pas question de faire une analyse factorielle pour trois biotopes.

Les questions que l'analyse factorielle auraient pu résoudre étaient les suivantes :

1° Y a-t-il un facteur saisonnier qui affecte l'ensemble du peuplement ? Quand nous parlons « d'ensemble de peuplement », nous ne parlons pas de la somme des densités spécifiques ainsi qu'elle a été étudiée au paragraphe III mais bien de l'ensemble formé par chacune des espèces avec sa fluctuation saisonnière.

2° Y a-t-il une relation (correspondance ou antagonisme) entre les différentes espèces d'un même biotope en ce qui concerne la fluctuation saisonnière des densités ?

Nous ne voulons pas donner, ici, le détail de la méthode qui a fait l'objet d'ouvrages spécialisés pour la psychologie (THURSTONE, 1947 par exemple) et aussi pour l'écologie végétale (DAGNELIE, 1960). Il importe cependant de souligner que l'analyse factorielle tend à expliquer les intercorrélations entre une série de phénomènes par la mise en évidence de complexion fondamentale sous-jacente justifiant en tout ou en partie les valeurs de corrélations. Les séries de phénomènes analysés ici seront :

- 1) la composition faunistique des relevés hebdomadaires de la chèneaie à luzule ;
- 2) la densité hebdomadaire des espèces les plus abondantes dans les trois stations ;
- 3) la présence hebdomadaire des espèces dans les trois stations.

Considérons la première série de phénomènes : la composition faunistique des relevés hebdomadaires de la chèneaie à luzule, pour expliquer succinctement la méthode et donner la signification des termes utilisés.

La méthode suppose que les relevés hebdomadaires (variables observées  $X_i$  où  $i = 1, 2, \dots, 62$ ) dépendent linéairement d'une série de variables fondamentales  $Z_j$  (où  $j = 1, 2, \dots, 62$ ) ou facteurs (la méthode de Hötelling extrait autant de facteurs que de variables observées). Le modèle mathématique est le suivant :

$$X_i = a_{i1} Z_1 + a_{i2} Z_2 \dots a_{i62} Z_{62}$$

Les coefficients  $a_{ij}$  ( $a_{11}, a_{12}, \dots, a_{6262}$ ) sont appelés saturations et indiquent dans quelle mesure la variable observée  $X_i$  (relevés hebdomadaires) dépend respectivement de  $Z_j$  ( $Z_1, Z_2, \dots, Z_{62}$ ).

On mesure l'importance d'un facteur  $Z_j$  par la somme des carrés des saturations de ce facteur, soit :

$$\sum_{i=1}^{62} a_{ij}^2$$

On appelle cette valeur, la racine caractéristique de la matrice. Le rapport  $\times 100$  de cette racine sur la somme totale des carrés de toutes les saturations donne le pourcentage extrait de la variance totale. Nous utiliserons cette donnée plus intuitive pour exprimer l'importance des facteurs.

Le but de l'analyse est de trouver une signification concrète aux facteurs les plus importants. La représentation graphique des facteurs selon un système d'axes orthogonaux permet de donner à chaque variable son vecteur propre (nous n'avons figuré que les extrémités des vecteurs, leur origine étant nulle). On prend comme coordonnées les saturations des facteurs. On peut situer les vecteurs dans un espace à autant de dimensions qu'il y a de facteurs. Pour une compréhension plus aisée, nous avons préféré ne travailler qu'en deux dimensions quitte à reproduire sur deux graphiques le même facteur. La signification des facteurs devra être cherchée à partir des points représentant l'extrémité des vecteurs sur les schémas, ceci constitue le travail d'interprétation de l'analyse.

Les analyses qui vont suivre ont été faite grâce à M. L. Bonnet qui a bien voulu s'occuper du calcul. Elles sont faites sur des matrices de contingence ou de corrélation complètes. Il s'agit donc de proprement parler d'analyses en composantes principales, les valeurs propres et les vecteurs propres de la matrice étant calculés suivant la méthode de Hötelling (1933).

- 1) Analyse factorielle de la dynamique de l'ensemble du peuplement (composition faunistique des relevés hebdomadaires-chèneaie à luzule).

Au départ, une matrice de contingence <sup>1</sup> a été établie d'après la formule :

$$\phi = \frac{(ad - bc) - N/2}{\sqrt{(a + b)(c + d)(c + d)}}$$

où a = nombre d'espèces communes à deux relevés hebdomadaires ;

b = nombre d'espèces se trouvant dans le relevé 1 sans être dans le relevé 2 ;

c = nombre d'espèces se trouvant dans le relevé 2 sans être dans le relevé 1 ;

d = nombre d'espèces ne se trouvant dans aucun des deux relevés.

Ce coefficient, corrigé pour la continuité, est adapté à des données de présence/absence. Il convient bien à la comparaison entre relevés hebdomadaires où, ils est rare d'avoir suffisamment d'espèces communes pour calculer un coefficient de corrélation.

L'analyse factorielle des relevés hebdomadaires n'a pu être malheureusement faite que dans la chénaie à luzule.

Les affinités très nombreuses ont été d'abord étudiées à l'aide des *polygones* de Bonnet (1964). Il s'agit de placer, dans l'espace et le plus simplement sur un cercle, les différents relevés et de rejoindre ensuite par un trait les affinités les plus élevées (fig. 79 a).

Des noyaux d'affinités apparaissent entre les semaines 6843 à 6850 avec d'autres semaines situées à des moments variables au cours de l'année, soit avec les semaines 6807, 6811, 6812, 6817, 6826, 6831, 6835. On peut se demander si des échantillonnages aussi épars dans le temps peuvent se trouver liés. A l'analyse des données, il apparaît que ces échantillonnages sont particulièrement pauvres en individus et contiennent le plus souvent *Phryganella acropodia*, *Euglyphidion enigmaticum*, *Trigonopyxis arcua*, *Trinema complanatum* et *Plagiopyxis declivis*.

Les corrélations négatives sont représentées à la fig. 79 b. Il apparaît que les semaines sélectionnées de la sorte, soit : 6728, 6724, 6827, 6833, 6840, sont les semaines où le nombre d'espèces est assez élevé et à part les espèces citées plus haut, pour les noyaux affinités, les autres espèces sont responsables de la corrélation négative.

L'analyse factorielle en composantes principales (Tableau 32) donne les résultats suivants. Le 1<sup>er</sup> facteur extrait 37 % de la variance totale, le 2<sup>e</sup>, 8,5 % et le 3<sup>e</sup> 7,4 %. Puisque la matrice utilisée est à 62 entrées, il est possible d'extraire 62 facteurs, cependant le 1<sup>er</sup> facteur extrait déjà 37 % de la variance, les autres n'ont plus qu'une part minime. La représentation des saturations du facteur 1 et 3 (fig. 80 a) a été construite suivant un système d'axes orthogonaux où Z<sub>1</sub> est en abscisses et Z<sub>3</sub> en ordonnées.

Le facteur 1 apparaît clairement lié au nombre d'espèces trouvées dans les échantillonnages hebdomadaires. Les relevés où il y a peu d'espèces sont groupés dans un espace fortement saturé en Z<sub>1</sub>, ceux qui sont plus riches en espèces se situent au voisinage de l'origine.

Le fait que le facteur principal extrait soit le nombre d'espèces dans les relevés n'est pas étonnant. En effet, plus les relevés sont pauvres, plus ils contiennent d'espèces communes (c'est-à-dire qu'on retrouvera dans tous les autres relevés). Les relevés pauvres en espèces représentent le noyau des espèces caractéristiques du peuplement. On retrouvera par l'analyse factorielle, les groupes déjà sélectionnés par les polygones de Bonnet.

Des échantillonnages pauvres en espèces peuvent apparaître sporadiquement tout au long de l'année indépendamment de la dynamique des populations.

Les saturations en facteur 2 sont dessinées conjointement à celles du facteur 1 (fig. 80 b). Bien que les saturations du 2<sup>e</sup> facteur ne représentent que 8,5 % de la variance totale, l'étalement des saturations sur la figure et le caractère bipolaire des saturations nous a incité à chercher l'interprétation de ce facteur.

1. Les matrices de contingence ou de corrélation ne seront pas publiées ici, vu leur nombre d'entrées souvent très élevé. On peut les consulter chez l'auteur.

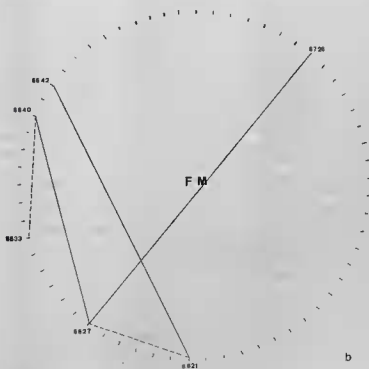
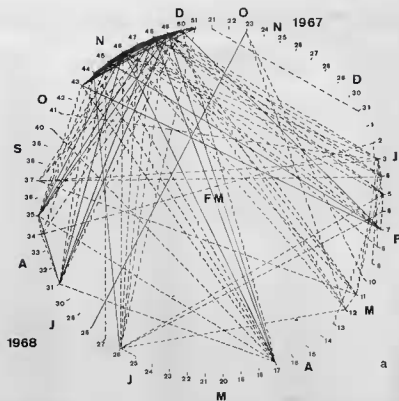


FIG. 79. — a : Noyaux d'affinités entre les relevés hebdomadaires dans la chèneise à luzule, b : dissemblances entre les relevés hebdomadaires dans la chèneise à luzule.

TABLEAU 32. — Analyse factorielle en composantes principales des relevés hebdomadaires dans la chénaie à luzule.

	$Z_1$	$Z_2$	$Z_3$
6721	0,6389	0,3735	0,3217
6722	0,6146	-0,2107	-0,3678
6723	0,6913	-0,2531	0,4599
6724	0,2489	-0,4177	0,3003
6725	0,3832	0,1146	-0,2012
6726	0,4918	0,3821	0,3286
6727	0,1013	0,1479	0,4208
6728	0,1202	-0,5714	-0,1297
6729	0,2252	0,2933	0,5990
6730	0,5479	-0,4237	0,3401
6731	0,6556	-0,1478	0,2018
6732	0,4636	0,1942	-0,0804
6802	0,5410	-0,4663	0,1745
6803	0,8644	-0,0012	-0,1306
6804	0,7841	-0,3292	0,0200
6805	0,7267	0,2690	-0,3226
6806	0,5126	0,4863	-0,4007
6807	0,8208	0,1683	0,1304
6808	0,4927	-0,0003	0,1706
6809	0,5610	-0,0431	-0,2198
6810	0,6698	-0,4817	-0,0935
6811	0,7311	-0,3087	-0,1379
6812	0,7613	-0,2396	-0,4029
6813	0,5200	0,0033	-0,3833
6814	0,5121	-0,0198	-0,5010
6815	0,6726	0,4070	-0,0740
6816	0,3222	0,1717	-0,0049
6817	0,7949	-0,0160	0,0839
6818	0,3447	-0,2945	-0,1874
6819	0,3299	-0,0832	-0,0257
6820	0,1595	0,1774	0,6962
6821	0,0724	-0,6011	0,3382
6822	0,3934	0,3522	-0,2268
6823	0,4542	0,1449	-0,0796
6824	0,3612	0,2765	0,3676
6825	0,4787	0,4157	-0,1613
6826	0,8014	0,2517	-0,2255
6827	0,0258	0,7155	0,0643
6828	0,5745	-0,1227	-0,3864
6829	0,4702	0,1819	0,0114
6830	0,4427	-0,0178	0,2063
6831	0,8876	-0,0455	0,2667
6832	0,3182	-0,0088	-0,2454
6833	0,2738	0,0331	0,3685
6834	0,6662	-0,1888	0,4038
6835	0,8876	-0,0455	0,2667
6836	0,4949	0,3825	-0,0209
6837	0,7695	-0,2871	-0,0738
6838	0,4331	0,3968	0,0515
6839	0,3029	-0,1544	-0,1349



	$Z_1$	$Z_2$	$Z_3$
6840	0,0648	-0,5817	-0,0961
6841	0,6170	-0,0030	-0,5293
6842	0,4256	0,5862	-0,2924
6843	0,9080	-0,1265	0,1917
6844	0,8863	0,2039	0,0843
6845	0,9080	-0,1265	0,1917
6846	0,9694	-0,0012	0,0823
6847	0,8355	0,0881	0,2093
6848	0,9694	-0,0012	0,0823
6849	0,9694	-0,0012	0,0823
6850	0,9080	-0,1265	0,1917
6851	0,6981	0,1381	0,0167
Racines caractéris- tiques	23,450	5,2683	4,5989
Pourcentage extrait de la variance totale	37,17	8,50	7,42

En forte saturation, on trouve les relevés hebdomadaires où *Trigonopyxis arcuata* est présent et où *Euglypha cuspidata* est absent. *Plagiopyxis declivis* n'est pas présent quand le facteur est saturé au maximum et l'est sporadiquement quand la saturation est moyenne.

A l'opposé, lorsque le facteur est fortement désaturé, *Trigonopyxis arcuata* est toujours absent alors que *Plagiopyxis declivis* et *Euglypha cuspidata* sont constantes.

Comme pour le facteur 1, les saturations du facteur 2 groupent des relevés hebdomadaires dont la liaison temporelle n'apparaît pas. On voit donc ici tout l'intérêt de l'analyse qui souligne des facteurs apparemment discrets et qu'à première vue, on ne cherchait pas à mettre en évidence.

L'analyse des saturations du facteur 2 montre qu'il y a antagonisme entre *Trigonopyxis arcuata* d'une part et *Plagiopyxis declivis* accompagné d'*Euglypha cuspidata* d'autre part. L'analyse de la dynamique de ces populations nous montre que ce n'est pas dans l'allure de leur cycle qu'il faut trouver l'explication de cet antagonisme. Le seul phénomène qui apparaît par la comparaison de *Trigonopyxis arcuata* et *Plagiopyxis declivis*, c'est l'alternance de présence. Serions-nous en présence d'une compétition entre ces espèces, une espèce éliminant l'autre pour prendre sa place au risque de se faire supplanter peu de temps après. Nous reposerons la question quand nous établirons les affinités entre espèces mais il est bon de noter que *Trigonopyxis arcuata* et *Plagiopyxis declivis* ont une écologie assez semblable, elles sont avec *Euglypha cuspidata* caractéristiques des humus bruts. Il faut penser qu'ici, au lieu d'une association, on est en présence d'une concurrence pour l'occupation d'une même niche.

L'analyse du 3<sup>e</sup> facteur (fig. 80b) concerne un autre antagonisme. Celui-ci oppose *Centropyxis aerophila* var. *sphagnicola* avec *Phryganella paradoxa*. Le facteur est très saturé en présence de la première espèce et en absence de la deuxième, le facteur est désaturé dans le cas inverse. Au voisinage de l'origine, on rencontre des relevés hebdomadaires où les deux espèces cohabitent ou bien où les deux espèces sont absentes.

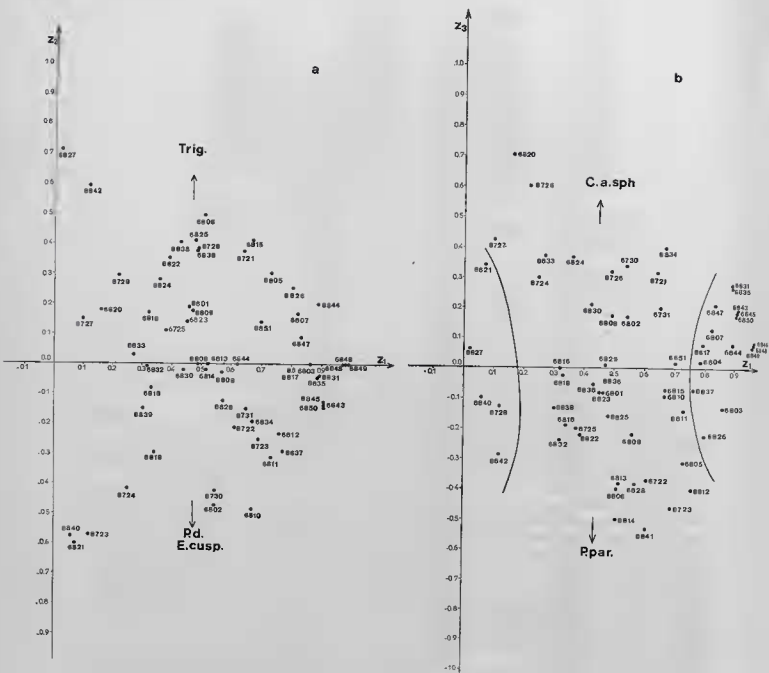


FIG. 80. — Représentations graphiques des relevés hebdomadaires dans la chaîne à luzule a : en fonction de leur saturation en premier et troisième facteurs, b : en fonction de leur saturation en premier et deuxième facteurs.

## 2) Analyse factorielle des affinités entre espèces.

Ces analyses ont été faites à partir de deux types de données : d'une part, les densités des espèces dominantes, d'autre part les présences de toutes les espèces présentes à l'état vivant dans plus de cinq relevés.

## A. Forêt de Meerdael.

Une première analyse a été faite sur les densités des dix espèces les plus abondantes. La construction des polygones de Bonnet met en évidence un noyau d'affinité entre *Phryganella acropodia*, *Euglyphidion enigmaticum*, *Trinema complanatum*, *Euglypha rotunda* et *Centropyxis aerophila* var. *sphagnicola*. On remarquera que le noyau ou polygone contient toutes ses diagonales. Les affinités sont significatives dans tous les sens, ce qui affirme la validité du noyau (fig. 81 a).

Dans le noyau de dissemblance (fig. 81 b), nous avons noté des corrélations négatives bien qu'elles ne soient pas significatives. On remarquera que c'est *Trigonopyxis arcuata* qui se différencie le plus de ses compagnes et particulièrement de *Euglyphidion enigmaticum*, *Hyalosphenia subflava*, *Plagiopyxis declivis* et *Euglypha cuspidata*.

TABLEAU 33. — Analyse factorielle en composantes principales des densités hebdomadaires des 10 espèces les plus abondantes dans la chênaie à luzule.

	Z <sub>1</sub>	Z <sub>2</sub>	Z <sub>3</sub>
P.a.	0,7222	0,2005	— 0,0008
Eugl.	0,6407	0,0837	— 0,1116
T.c.	0,6376	0,3834	0,2234
H.sub.	0,1211	— 0,3362	0,7053
P.d.	0,3561	— 0,5173	— 0,5523
E.rot.	0,8283	0,0879	0,0373
E.cusp.	0,2454	— 0,5426	0,0406
C.a.sph.	0,7750	0,1462	— 0,1371
P.par.	0,2215	— 0,2834	0,5240
Trig	— 0,1487	0,6762	0,0649
Racines caractéristiques	2,8909	1,4361	1,1657
Pourcentage de la variance totale extrait	28,90	14,36	11,65

L'analyse factorielle en composantes principales (Tableau 33) a permis d'extraire divers facteurs ; cependant le pourcentage de la variance totale extrait est peu élevé et presque équivalent pour les premiers facteurs. La représentation graphique des saturations en facteurs 1 et 2 dans un système d'axes orthogonaux souligne les groupes d'espèces déjà présumés. Ainsi *Trinema complanatum*, *Phryganella acropodia*, *Centropyxis aerophila* var. *sphagnicola*, *Euglypha rotunda* et *Euglyphidion enigmaticum* se retrouvent liés dans un noyau fortement saturé dans le facteur 1. Un autre groupe apparaît formé par *Phryganella paradoxa*, *Hyalosphenia subflava*, *Plagiopyxis declivis* et *Euglypha cuspidata*. *Trigonopyxis arcuata* se trouve dans une situation isolée, opposée aux autres espèces. L'antagonisme entre *Trigonopyxis arcuata* et *Plagiopyxis declivis* souvent accompagnée de *Euglypha cuspidata* avait été mis en évidence par l'analyse factorielle des relevés hebdomadaires. On peut voir dans le 1<sup>er</sup> facteur une relation avec la fréquence de l'espèce en période hivernale, les espèces les moins fréquentes

étant le plus fortement saturées en 1<sup>er</sup> facteur. Un meilleur accord avec cette donnée est obtenu par une légère rotation des axes (fig. 82 a).

Une autre analyse a été faite dans la même station à partir des données de présence de 19 espèces principales dans les relevés hebdomadaires. Cette analyse nous apporte une information supplémentaire sur les rapports qui régissent les espèces entre elles. La matrice a été construite à partir de coefficients de contingence.

Les noyaux d'affinités (fig. 83 a) n'apparaissent plus dans le même sens que dans l'analyse précédente sur les polygones de Bonnet. Les espèces constantes ne sont plus mises en évidence. Un noyau paraît bien marqué, c'est celui formé par *Euglypha rotunda*, *Centropyxis aerophila* var. *sphagnicola*, *Plagiopyxis intermedia*, *Euglypha laevis* var. *minor*. Mais, en définitive, des affinités se marquent un peu dans tous les sens, sauf pour *Centropyxis orbicularis* et *Trinema lineare* qui semblent garder une certaine individualité. *Euglypha laevis* var. *minor* et *Plagiopyxis intermedia* se voient liées avec de nombreuses autres espèces.

TABLEAU 34. — Analyse factorielle en composantes principales des nombres de présence des 19 espèces principales de la chénaie à luzule.

	Z <sub>1</sub>	Z <sub>2</sub>	Z <sub>3</sub>
P.a.	0,1838	— 0,2553	0,1158
Eugl.	0,2222	— 0,1447	0,0894
T.c.	0,1770	— 0,3398	— 0,0868
H.sub.	0,2549	0,0161	— 0,0579
P.d.	— 0,0439	0,5843	0,3522
E.rot.	0,6173	— 0,0151	0,2478
E.cusp.	— 0,0046	0,6167	0,4021
C.a.sph.	0,6236	0,0594	0,2288
P.par.	0,0859	— 0,3017	0,5904
Trig.	0,2185	— 0,4072	— 0,0717
C.del.	0,4187	— 0,5799	— 0,2076
T.l.	— 0,1384	— 0,5117	0,2499
C.orb.	— 0,0752	— 0,3988	0,3330
Trac.	0,5636	0,0540	— 0,2799
E.dent.	0,4297	0,2097	— 0,3524
P.i.	— 0,6147	0,0551	0,2211
E.lae.	— 0,3124	0,0058	0,0977
D.o.	0,1939	— 0,1265	0,6379
E.lm.	0,6959	0,1301	0,1606
Racines caractéristiques	2,5434	2,0248	1,6961
Pourcentage de la variance totale extrait	13,38	10,65	8,92

Les dissemblances (fig. 83 b) sont marquées entre *Euglyphidion enigmaticum* et *Euglypha laevis*, entre *Euglypha denticulata* et *Phryganella cuspidata*.

L'analyse factorielle (Tableau 34) extrait une série de facteurs dont même le premier n'atteint pas un pourcentage important de la variance totale.

Les noyaux d'affinités et les dissemblances réapparaissent clairement ainsi que l'antagonisme qui avait été mis en évidence entre *Plagiopyxis declivis* et *Euglypha cuspidata* d'une part et *Trigonopyxis arcuata* d'autre part et l'antagonisme entre *Centropyxis aerophila* var. *sphagnicola* et *Phryganella paradoxa* (fig. 82 b).

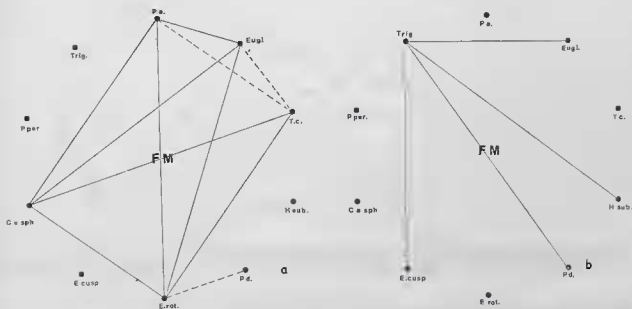


FIG. 81. — a : Noyaux d'affinités entre les densités hebdomadaires des 10 espèces les plus abondantes de la chaîne à luzule, b : dissemblances entre les densités hebdomadaires des 10 espèces les plus abondantes dans la chaîne à luzule.

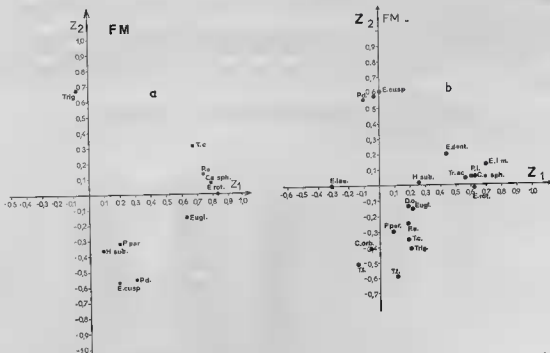


FIG. 82. — a : Représentation graphique des 10 espèces les plus abondantes dans la chaîne à luzule en fonction de leur saturation en premier et deuxième facteurs, b : représentation graphiques des 19 espèces principales de la chaîne à luzule en fonction de leur saturation en premier et deuxième facteurs.



FIG. 83. — a : Noyau d'affinités entre les 19 espèces principales dans la chaîne à luzule, b : dissemblances entre les 19 espèces principales de la chaîne à luzule.

### B. Pessière.

Une matrice de corrélation a été construite sur la base des densités hebdomadaires des espèces les plus abondantes.

Le polygone d'affinité permet de définir différents groupes : le premier associe *Phryganella acropodia*, *Trinema complanatum*, *Phryganella paradoxa* et *Nebela collaris*, le second, *Phryganella acropodia*, *Trinema complanatum* et *Trigonopyxis arcuata*, le troisième, *Phryganella paradoxa* et *Corythion delamarei* (fig. 84 a).

Les dissemblances (fig. 84 b) se font principalement entre *Euglyphidion enigmaticum* et les espèces suivantes : *Trinema complanatum*, *Plagiopyxis declivis*, *Phryganella paradoxa*.

L'analyse factorielle extrait un premier facteur de 32,49 %, un 2<sup>e</sup> de 18,25 % et un 3<sup>e</sup> de 13,46 % (Tableau 35).

TABLEAU 35. — Analyse factorielle en composantes principales des densités hebdomadaires de 8 espèces les plus abondantes dans la pessière.

	Z <sub>1</sub>	Z <sub>2</sub>	Z <sub>3</sub>
Eugl.	0,4610	0,7168	0,2790
P.a.	0,6928	0,0036	0,2729
T.c.	0,7831	0,2434	0,0943
P.d.	0,3099	0,4880	0,5720
Trig.	0,5937	0,0803	0,4363
P.par.	0,5311	0,5991	0,0941
C.del.	0,4351	0,5140	0,3738
N.col.	0,6109	0,1395	0,4994
Racines caractéristiques	2,5993	1,4605	1,0769
Pourcentage de la variance totale extrait	32,49	18,25	13,46

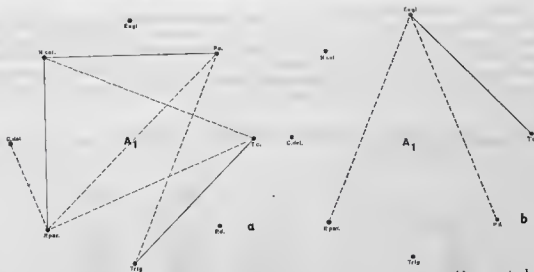


FIG. 84. — a : Noyau d'affinités entre les 8 espèces les plus abondantes de la peissière, b : dissemblances entre les 8 espèces les plus abondantes de la peissière.

Le facteur 1 (fig. 85 a) souligne la dissemblance qui caractérise *Euglyphidion enigmaticum* par rapport aux autres espèces qui se trouve être presque également saturée en facteur 1.

En facteur 2, le deuxième et le troisième groupe mis en évidence par le polygone de Bonnet retrouve une individualité. Étant donné la différence de saturation en facteur 2 de chacun de ces groupes, il faut supposer que les mobiles des affinités sont de même nature mais opposés.

Sur la figure 85 b, la figuration des saturations en facteur 3 fait apparaître le premier groupe mis en évidence par les polygones de Bonnet.

La matrice d'affinité a été construite sur la présence des 16 espèces les plus abondantes. Les polygones de Bonnet (fig. 86 a) ne mettent pas de noyau en évidence. Les affinités se font deux à deux et aucun groupe n'apparaît.

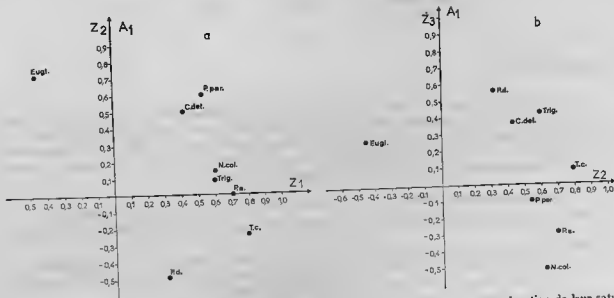


FIG. 85. — Représentations graphiques des 8 espèces les plus abondantes de la peissière, a : en fonction de leur saturation en premier et deuxième facteurs, b : en fonction de leur saturation en deuxième et troisième facteurs.

L'analyse factorielle (Tableau 36) ne nous apporte que peu d'indications. Les premiers facteurs extraient une faible proportion de la variance totale. Cette proportion est répartie de manière assez équivalente entre les 16 facteurs extraits : 13,38 % pour le premier facteur, 10,66 % pour le deuxième facteur et 8,93 % pour le troisième. C'est dire que ces facteurs ne sont pas évidents. En facteur 3, on peut voir l'antagonisme existant entre *Trigonopyxis arcuata* et *Plagiopyxis declivis* (fig. 87). En fait, il s'agit surtout de la position isolée de *Trigonopyxis arcuata*.

TABLEAU 36. — Analyse factorielle en composantes principales des nombres de présence des 16 espèces les plus abondantes dans la pessière.

	Z <sub>1</sub>	Z <sub>2</sub>	Z <sub>3</sub>
Eugl.	0,0000	— 0,0000	— 0,0000
P.a.	0,0000	— 0,0000	— 0,0000
T.c.	0,5921	— 0,3919	0,3522
P.d.	0,4512	— 0,4623	— 0,0624
Trig.	0,3375	0,0049	0,6713
P.par.	0,3285	— 0,2883	0,0811
C.del.	0,4291	— 0,1185	— 0,1112
N.col.	0,4840	0,3613	— 0,1383
H.sub.	0,6629	0,2921	— 0,1115
C.a.sph.	0,4911	— 0,3528	— 0,0510
C.a.	0,4219	0,2957	0,1671
C.dub.	0,2821	— 0,4332	— 0,5814
P.i.	0,5143	0,5431	0,2488
D.tim.	0,3827	— 0,1785	0,0501
A. musc.	0,3144	0,3639	— 0,5444
E.dent.	0,3589	0,1708	— 0,2856
Racines caractéristiques	2,7719	1,5686	1,4403
Pourcentage de la variance totale extrait	17,32	9,80	9,00

### C. Chênaie à molinie.

Une matrice de corrélation a été construite sur la base des densités hebdomadaires des 18 espèces les plus abondantes. De nombreuses relations sont significatives et presque toutes sont positives, c'est pourquoi le polygone de Bonnet (fig. 85 b) ne présente que des affinités. Les groupes qui apparaissent sont nombreux et le fait qu'ils n'ont d'affinités que par les espèces principales (*Phryganella acropodia* et *Euglyphidion enigmaticum*) montre qu'ils ne s'associent pas dans le temps.

Ces groupes sont les suivants :

- 1) *Phryganella acropodia*, *Euglyphidion enigmaticum*, *Trinema complanatum*, *Pseudodiffugia senortensis*.
- 2) *Phryganella acropodia*, *Euglyphidion enigmaticum*, *Trinema complanatum*, *Pseudodiffugia moderi*.
- 3) *Phryganella acropodia*, *Euglyphidion enigmaticum*, *Trinema complanatum*, *Plagiopyxis declivis*, *Centropyxis sylvatica* var. *minor*, *Pseudodiffugia senartensis*.
- 4) *Phryganella acropodia*, *Euglyphidion enigmaticum*, *Trinema complanatum*, *Plagiopyxis declivis*, *Centropyxis sylvatica* var. *minor*, *Schoenbornia visciicola*, *Phryganella paradoxa*.



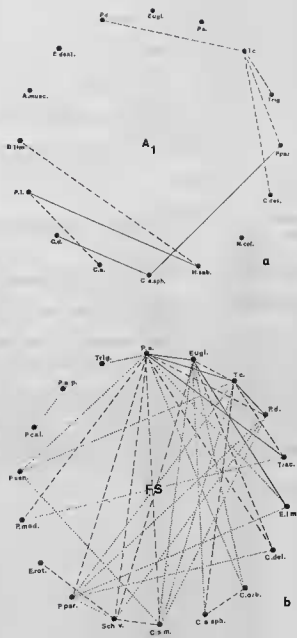


FIG. 86. — Noyaux d'affinités, a : entre les 16 espèces principales de la pessière, b : entre les 18 espèces les plus abondantes de la chênaie à molinie.

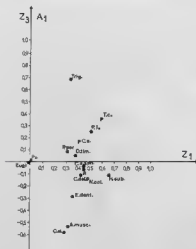


FIG. 87. — Représentation graphique des 16 espèces principales de la pessière en fonction de leur saturation en premier et troisième facteurs.

- 5) *Euglyphidion enigmaticum*, *Corythion delamarei*, *Centropyxis orbicularis*, *Centropyxis aerophila* var. *sphagnicola*.  
 6) *Phryganella acropodia*, *Euglyphidion enigmaticum*, *Corythion delamarei*, *Phryganella paradoxa*.

Nous avons cité les groupes principaux qui ressortent de cette analyse. Il faut penser qu'ils se succèdent dans le temps non pas selon des périodes mais plutôt en alternance comme si la présence de l'un excluait la présence des autres.

Une autre analyse sur la base d'une matrice de contingence entre le nombre de présence de 31 espèces fait apparaître des relations différentes. Ici, *Phryganella acropodia* et *Euglyphidion enigmaticum*, constantes du biotope, n'interviennent pas dans les groupes. D'autre part, le polygone d'affinité (fig. 88 a) ne fait pas apparaître de groupes proprement dit mais seulement des relations entre espèces deux à deux. Les plus fortes relations se manifestent entre *Plagiopyxis declivis* et *Phryganella paradoxa*,



FIG. 88. — a : Noyau d'affinités entre les 31 espèces principales de la chaîne à molinie, b : dissemblances entre les 31 espèces principales de la chaîne à molinie.

entre *Trinema lineare* et *Centropyxis orbicularis* (comme dans la chênaie à luzule) et entre *Diplochlamys timida* et *Euglypha denticulata*.

Les dissemblances (fig. 88 b) sont à noter entre *Pseudodiffugia moderi* et deux espèces : *Heleopora petricola* var. *humicola* et *Nebela collaris*, entre *Euglypha rotunda* et deux espèces *Schoenbornia visciicola* et *Euglypha denticulata*. Il y a encore dissemblance entre *Corythion dubium* et *Pseudodiffugia gracilis* var. *terricola* et entre *Euglypha laevis* var. *minor* et *Centropyxis sylvatica* var. *minor*.

L'analyse factorielle en composantes principales (Tableau 37) extrait pour les trois premiers facteurs, respectivement 11,58 %, 8,05 % et 7,63 % de la variance totale. L'importance de ces facteurs n'est pas marquante. La relation entre *Centropyxis orbicularis* et *Trinema lineare* apparaît dans l'analyse des trois facteurs. La relation entre *Phryganella paradoxa* et *Plagiopyxis declivis* est visible en facteur 1 et 2 (fig. 89 a). Quant à celle entre *Diplochlamys timida* et *Euglypha denticulata*, elle l'est

TABLEAU 37. — Analyse factorielle en composantes principales des nombres de présence des 31 espèces les plus abondantes dans la chênaie à molinie.

	Z <sub>1</sub>	Z <sub>2</sub>	Z <sub>3</sub>
P.a.	0,0000	0,0000	— 0,0000
Eugl.	0,3416	0,2046	0,1408
P.d.	0,3552	0,4492	— 0,2529
P.sen.	0,0872	0,1482	0,3792
P.mod.	0,3851	— 0,2180	0,1185
Trac.	0,4890	— 0,0148	— 0,0422
C.a.sph.	0,2511	— 0,1142	— 0,3551
E.rot.	0,0858	— 0,0447	— 0,3835
P.par.	0,3151	0,5317	0,0343
E.l.m.	0,0775	— 0,1302	0,1175
C.s.	0,0273	0,1134	— 0,4151
H.syl.	0,4211	0,3128	— 0,2122
C.s.m.	0,2284	0,3552	— 0,2329
T.l.	0,6829	— 0,4291	0,0408
C.orb.	0,6829	— 0,4291	0,0408
E.cil.	0,3092	— 0,2479	0,3828
P.cal.	0,3891	— 0,0168	0,5872
Sch.v.	0,4519	0,2421	— 0,0352
D.o.	0,3054	— 0,0020	— 0,0717
P.s.g.t.	— 0,2668	0,5747	0,1769
T.ench.	0,3657	0,3021	— 0,3133
E. dent.	0,1205	0,0781	— 0,4182
D.tim.	0,3458	— 0,0544	— 0,0307
N.col.	0,0552	— 0,0049	— 0,4885
E.cusp.	0,2275	0,1294	0,2989
E.lae.	0,4600	— 0,0470	0,3064
C.del.	0,4581	0,2543	0,0587
H.p.h.	— 0,1261	0,5980	0,0426
P.a.p.	0,1003	0,5071	0,4813
T.c.pt.	0,2421	0,1200	0,1986
C.dub.	0,4132	— 0,0192	— 0,1418
Racines caractéristiques	3,5924	2,4979	2,3672
Pourcentage de la variance extrait	11,58	8,05	7,63

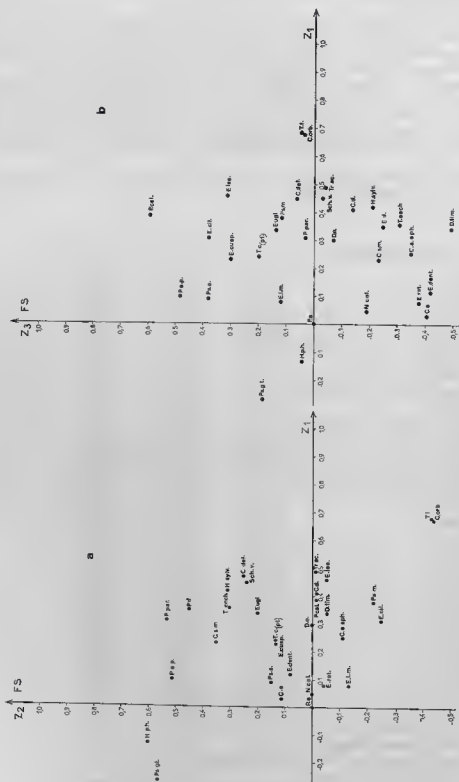


FIG. 89. --- Représentations principales des 31 espèces guadeloupaises de la chénaie à molinie, A : en fonction de leur saturation en premier et deuxième facteurs, B : en fonction de leur saturation en premier et troisième facteurs.

en facteur 3 (fig. 89 b). Ces indications ne nous permettent pas de faire valoir une signification écologique à ces facteurs. Ils nous autorisent tout au plus à confirmer quelques affinités entre espèces.

Dans les matrices de corrélations, on n'a tenu compte que des individus vivants or il existe des corrélations significatives entre des espèces enkystées ou dont la thèque est munie d'un épiphragme et d'autres espèces. Elles ont été calculées pour les densités de la chénaie à molinie (Tableau 38). On voit que ce sont les *Phryganella acropodia* enkystés et les *Euglyphidion enigmaticum* munis d'un épiphragme qui sont le plus souvent en corrélation avec d'autres espèces.

TABLEAU 38. — Corrélations entre quelques espèces enkystées ou munies d'épiphragme et d'autres espèces.

P.a. (épiphragmes) × C.a.sph.	— 0,27 *
P.a. (kystes) × P.ap.	+ 0,36 **
E.l.m.	+ 0,34 *
P.par.	+ 0,33 *
Sch.v.	+ 0,28 *
Eugl. (épiphragmes) × E.l.m.	+ 0,38 **
P.a.	+ 0,36 **
C.a.sph.	+ 0,30 *
Trac.	+ 0,29 *
C.a.sph. (kystes) × C.orb.	+ 0,36 **
P.d. (kystes) × C.del.	+ 0,28 *

En conclusion, il nous paraît important de souligner que, bien que l'étude synécologique dynamique soit d'un abord difficile, c'est la seule qui ait vraiment sa signification écologique pour étudier les composants d'un équilibre « zoosociologique ». Cette étude demande le concours de méthodes de calcul assez complexes tenant compte d'un grand nombre de données aussi est-il indispensable de recourir au calcul électronique. Il est certain que le fait d'inclure dans une seule analyse, toute les espèces avec leur densité permet de tenir compte de l'impact de chaque espèce dans l'ensemble ; ceci correspond à la réalité biologique qui est le résultat d'un équilibre basé sur la pression démographique de chaque espèce contenue par la pression démographique des autres.

Nous voudrions donner, ici, une image de l'évolution de l'équilibre dans le temps. Nous pensons exprimer cette évolution de manière assez synthétique par un indice mensuel de diversité. C'est le H de Shannon (SHANNON et WAEVER, 1949) qui nous paru convenir le mieux pour cette expression :

$$H = \sum p_i \log \frac{1}{p_i}$$

où  $p_i$  = probabilité que chaque espèce soit présente.

Les évolutions mensuelles de la diversité dans les trois stations ont été réunies sur la même figure (fig. 90). On y voit clairement que la position relative des diversités de trois stations s'inscrit dans un ordre que nous avons déjà souligné précédemment (3<sup>e</sup> partie, ch. II). On remarquera trois faits en analysant ces courbes. Dans la chénaie à luzule, la diversité est stable ; seul, un pic caractérise le mois d'avril et témoigne de l'expansion printanière souvent mise en évidence, antérieurement. Dans la peissière, l'ensemble du peuplement voit sa diversité croître assez régulièrement. Dans la chénaie à molinie, la diversité élevée correspond à une plus grande stabilité.

Dans le domaine des équilibres, la question reste difficile à résoudre. A partir du moment où on veut se baser sur des réalités concrètes et des données précises et aborder le problème par son fondement (c'est-à-dire les espèces elles-mêmes) il est difficile de faire autre chose que quelques constats descriptifs fragmentaires vu l'ampleur de la question et le peu de résultats dont on dispose. Pourtant, aujourd'hui, les notions d'équilibre biologique comme celles d'écologie, celles d'environnement ne

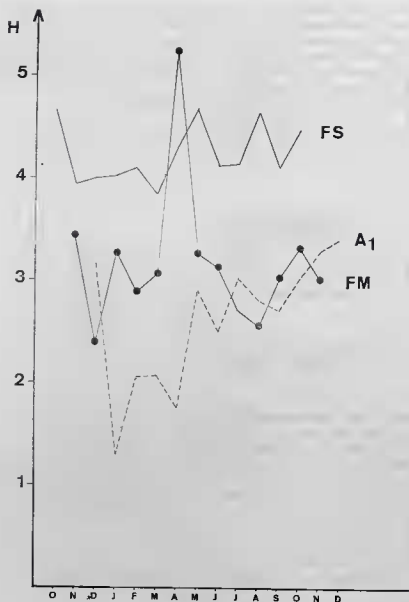


FIG. 90. — Variations mensuelles de la diversité exprimée par le H. de Shannon dans les trois stations.

sont plus réservées à quelques initiés, elles entrent dans le domaine public. Brandies comme l'étendard du retour à la nature, elles engendrent une polémique quasiment politique et leurs partisans en sont venus à vouloir composer eux-même des équilibres à partir de leurs éléments supposés. Or si les équilibres écologiques ont fait l'objet de beaucoup de littérature sur le plan théorique, il n'existe que peu d'études concrètes sur le problème et il est totalement exclu de penser qu'on puisse créer, sur la base de nos connaissances actuelles, un équilibre de toute pièce. Cependant, l'étude de peuplements, comme celle que nous avons faite sur la base des espèces, en les considérant comme faisant partie d'un ensemble en interrelation sinon en équilibre, du moins en voie de le devenir, permet malgré tout de trouver des éléments qui régissent le niveau de stabilité. Sur un plan pratique, si elle ne conduit pas à créer des équilibres, elle aidera peut-être à la conservation et à la protection des équilibres qui existent encore.

Les peuplements thécamoebiens des trois stations peuvent être considérés comme en équilibre. On remarquera cependant que cet équilibre a une dynamique variable selon les biotopes. Ainsi, dans la pessière, il y a peu de variations saisonnières. Le peuplement est stable tout au long de l'année. Dans les chênaies, l'influence des facteurs saisonniers apparaît plus directement. Dans la chênaie à luzule, on peut voir une alternance caractéristique de certaines espèces, ceci, non pas en réponse à un facteur climatique externe mais bien à une compétition ou à une concurrence interne entre les espèces. Ce phénomène est particulièrement intéressant à noter d'autant que cette émulation est un facteur de la dynamique des équilibres.

## VII. — BIOCÉNOTIQUE

Nous aborderons, ici, les comparaisons entre les caractéristiques faunistiques des trois biotopes. Les comparaisons porteront d'abord sur l'ensemble du peuplement : individus vivants, enkystés, avec une thèque munie d'un épiphragme. Ensuite, les comparaisons entre les densités d'une espèce dans les différentes stations pourront être abordées. Enfin, nous analyserons les affinités faunistiques entre les trois stations.

### 1) Le peuplement.

L'ensemble des corrélations (Tableau 39) souligne la similitude entre les deux stations de la Forêt de Meerdaal.

TABLEAU 39. — Corrélations entre les densités hebdomadaires des individus vivants, enkystés ou munis d'un épiphragme des trois stations.

	A <sub>1</sub>	FS
FM individus vivants	+ 0,57 ***	+ 0,03
kystes	+ 0,41 **	+ 0,08
épiphragmes	+ 0,19	- 0,04
% individus vivants/total des thèques	+ 0,74	+ 0,08
A <sub>1</sub> individus vivants		+ 0,14
kystes		+ 0,09
épiphragmes		- 0,25
% individus vivants/total des thèques		+ 0,14

Il est certain que les relevés ont été faits dans la chênaie à luzule et dans la pessière au cours de la même année. Les facteurs externes jouent donc dans le même sens. Les corrélations sont significatives au seuil de 99,9 % pour les individus vivants et leur pourcentage par rapport au total des thèques. Les individus dont la thèque est munie d'un épiphragme ne paraissent pas liés entre eux ; la corrélation entre les kystes est significative au seuil de 99 %.

La Forêt de Sénart ne présente aucune corrélation significative avec aucune des deux stations de la Forêt de Meerdaal. Il s'agit là d'une évolution cyclique absolument différente et ni la chênaie à luzule, ni la pessière n'ont d'affinité à aucun niveau avec la chênaie à molinie.

2) *Phryganella acropodia*.

Les corrélations ont été calculées sur divers aspects de la population (Tableau 40) et deux corrélations significatives apparaissent. La première concerne le pourcentage des individus vivants par rapport à l'ensemble des thèques trouvées dans la chênaie à luzule d'une part et dans la pessière d'autre part. La seconde concerne les kystes dans les deux mêmes stations. Ces corrélations sont significatives au seuil de 99 %. *Phryganella acropodia* est une espèce très abondante et sur laquelle l'influence des facteurs externes est marquée, (on a vu plus haut, l'allure typique des graphes d'autocorrélations. Ainsi en Forêt de Meerdael, les cycles étaient de 6 mois ; celui de la Forêt de Sénart, de 40 semaines. Ceci explique que les corrélations ne sont significatives qu'entre les stations de la Forêt de Meerdael.

TABLEAU 40. — Corrélations entre les densités hebdomadaires de *Phryganella acropodia* des trois stations.

	A <sub>1</sub>	FS
FM individus vivants	+ 0,26	- 0,05
kystes	+ 0,41 **	+ 0,17
% individus vivants/total des thèques	+ 0,43 **	+ 0,15
A <sub>+</sub> individus vivants		- 0,19
kystes		- 0,07
% individus vivants/total des thèques		+ 0,05

3) *Trinema complanatum*.

Voici encore une espèce pour laquelle il n'est pas apparu de cycle très évident dans aucune des stations.

Cependant (Tableau 41), la corrélation entre la pessière et la chênaie à luzule est significative au seuil de 99,9 % ; celle entre la pessière et la chênaie à molinie l'est au seuil de 95 %. On ne trouve pas, pour ces deux résultats, de correspondance dans les relations entre cette espèce et les facteurs de milieu. Il faut alors invoquer la stabilité de l'espèce comme facteur de similitude entre les variations de l'espèce dans les trois milieux.

TABLEAU 41. — Corrélations entre les densités hebdomadaires de *Trinema complanatum* des trois stations.

	A <sub>1</sub>	FS
FM	+ 0,51 ***	+ 0,06
A <sub>1</sub>		+ 0,32 *

Pour *Centropyxis aerophila* var. *sphagnicola*, on a calculé la corrélation entre sa densité dans la chênaie à luzule et la chênaie à molinie, la densité dans la pessière étant trop basse. Le coefficient de corrélation ( $r = + 0,27$ ) n'est pas significatif. Les cycles de cette espèce dans les deux stations ne sont, en fait, pas très comparables. Alors que dans la chênaie à luzule, l'hiver est une période où



l'espèce est absente, dans la chênaie à luzule, c'est en juillet et en septembre que les rigueurs du climat sensibilise le plus la population.

Les corrélations entre *Trigonopyxis arcuata* vivants ont été calculées dans les trois stations. Aucune n'est significative. On se rappellera que cette espèce ne présente nulle part de cycle particulier.

*Plagiopyxis declivis* ne présente aucune corrélation significative entre les densités hebdomadaires des trois stations.

Chez *Euglyphidion enigmaticum* également, aucune corrélation n'est significative (Tableau 42) ni entre les individus vivants, ni entre leur pourcentage par rapport au total des thèques, ni entre les épiphragmes.

Nous devons terminer ce travail par l'étude des corrélations entre les trois biotopes mais il est certain qu'entre si peu de biotopes, l'information est faible, d'autant plus qu'il s'agit de biotopes très proches les uns des autres et que leur composition faunistique est presque la même. On voit que les cycles de chaque espèce sont rarement voisins entre deux biotopes, ils ne le sont jamais entre trois.

Il reste, pour compléter les comparaisons entre ces trois stations à calculer les coefficients de corrélations entre les relevés faunistiques annuels moyens ainsi qu'on peut les trouver au Tableau 11.

TABLEAU 42. — Corrélations entre les densités moyennes annuelles de toutes les espèces dans les trois stations.

	A <sub>1</sub>	FS
FM	+ 0,936 ***	+ 0,865 ***
A <sub>1</sub>		+ 0,714 ***

Le choix des biotopes avait été décidé intuitivement en fonction d'une ressemblance supposée. La voici confirmée par l'analyse des faits puisque les corrélations (Tableau 42) entre les densités moyennes annuelles de toutes les espèces dans les trois stations sont très élevées. Il est même très remarquable qu'à partir de peuplements aussi apparentés, nous ayons pu mettre en évidence toutes les dissemblances qui font l'objet des paragraphes précédents. Ceci tient principalement aux techniques de travail précises : échantillonnages fréquents et importants et aux méthodes mathématiques.

L'aspect biocénotique n'est que complémentaire à ce travail mais celui-ci aurait été incomplet si nous ne l'avions pas abordé.



## CONCLUSIONS



## CONCLUSIONS GÉNÉRALES

Au terme de cette année écologique qui nous en a valu bien d'autres pour l'étudier, les cycles des Thécamoebiens se bouclent et l'image de trois communautés se dessine dans une complexité inhérente à leur structure.

Les Thécamoebiens, les plus petits de la pédofaune, les plus lents, sont connus aujourd'hui comme participant probablement à toutes les biocénoses édaphiques. Celles que nous avons étudiées, par leur caractère acide et humique, se sont montrées très riches en individus. Il existe entre les trois biotopes analysés une grande ressemblance surtout en ce qui concerne la qualité de l'humus ; rien d'étonnant à ce que les trois peuplements décrits présentent une ressemblance tout à fait significative. C'est précisément cette ressemblance qui nous paraît intéressante parce qu'elle signifie non seulement qualitativement mais aussi quantitativement et temporellement l'étroite dépendance biologique du peuplement à son milieu. Cette dépendance se traduit d'ailleurs par la forme, la structure des peuplements : le biotope le plus extrême est le plus structuré, c'est celui où les individus sont les plus nombreux. On voit ici que les processus qui régissent l'équilibre d'un peuplement thécamoebien ne sont pas différents de ceux qui régissent l'équilibre des Métazoaires. Le milieu agit non seulement sur les individus mais sur les relations des populations entre elles, imposant en quelque sorte un moule dans lequel la communauté doit trouver son équilibre.

Étant donné le caractère aquatique des Thécamoebiens c'est la qualité hydrique du sol qui influence certainement le plus les densités. Cependant, remarquons que dans le climat où sont situées les stations (où la pluviosité est très stable tout au long de l'année), l'assèchement du sol n'est jamais très important (Forêt de Meerdael). Si malgré tout, l'assèchement est plus prononcé (septembre 1969 en Forêt de Sénart) au point que l'humidité actuelle atteigne une valeur inférieure au point de flétrissement permanent, l'influence du facteur hydrique apparaît alors manifestement.

L'humidité est cependant une notion difficile à définir. Malgré les nombreuses mesures dont on dispose, aucune ne traduit véritablement celle qui correspond au besoin en eau de l'animal. On a vu que la pluviométrie, par exemple, qui représente en réalité l'eau brute qui inonde le substrat n'a jamais de signification directe, ni pour les Thécamoebiens, ni pour la pédofaune en général. L'influence de l'humidité actuelle seule apparaît nettement. Cependant, cette donnée doit être utilisée avec discernement car pendant les périodes très froides, le gel des couches superficielles entraîne une sécheresse physiologique alors que la teneur en eau du sol est élevée. Les Thécamoebiens sont sensibles au froid par le déficit hydrique qu'il entraîne (Forêt de Meerdael).

Le niveau de la nappe phréatique sans être directement responsable des variations saisonnières des Thécamoebiens reflète peut-être le mieux les conditions hydriques de l'humus. On a observé entre ce facteur et les Thécamoebiens des corrélations très significatives (Forêt de Sénart).

La température est sans doute un facteur important et ceci particulièrement dans toute la période printanière où nous voyons beaucoup d'espèces entrer en activité, se multiplier. Les densités des populations sont en général maximale au printemps, ceci en raison de l'activité métabolique intensifiée par les conditions climatiques favorables et en raison du développement conjoint de la microflore qui constitue un apport alimentaire important. Il n'est pas nécessaire de rappeler que les facteurs de température et d'humidité agissent en synergie.

L'influence du climat sur les Thécamoebiens montre bien que les exigences de ceux-ci sont précises.

Il existe un grand nombre d'espèces ubiquiste chez les Thécamoebiens. Ceci suppose que ces espèces sont très accommodantes. Or ces affirmations reposent sur des données de présence d'une thèque vide alors que les exigences des espèces ne peuvent apparaître qu'en période d'activité. Par analyse des densités, on peut définir avec plus de précision l'exigence des espèces et leur variation saisonnière en est bien le signe.

Cependant, l'étude faite ici montre que pour une même espèce mise dans des conditions climatiques comparables, les relations communautaires peuvent atténuer fortement l'influence du milieu et ceci est assez remarquable dans la pessièrè où la structure est la plus élevée. On voit en effet dans ce peuplement des variations saisonnières presque inexistantes et les corrélations avec les facteurs de milieux rarement significatives. Nous pensons assister là à une sorte d'autorégulation interne. Toute la stabilité de cet équilibre repose sur l'espèce dominante qui paraît particulièrement bien adaptée au milieu. On voit, bien sûr, la précarité de cette stabilité qui se verrait détruite si cette espèce venait à disparaître.

Si l'influence du milieu est grande, on ne peut pas toujours lui attribuer la responsabilité soit d'une stabilité, soit d'une variation. Il existe en effet des cycles de trois mois ou de six semaines qui ne correspondent pas à une pression extérieure mais bien à une innéité de l'espèce. Ces cycles se déroulent envers et contre toute influence climatique. On voit donc la complexité des lois qui régissent un équilibre. On peut ajouter à cela des phénomènes d'antagonisme qui ne sont pas véritablement cycliques. On a vu par exemple deux espèces très actives dans le même biotope : quand l'une était présente, l'autre est absente et vice versa. On peut penser qu'il s'agit là d'un phénomène de compétition entre deux ou plusieurs espèces qui auraient tendance à occuper la même niche écologique et ne pourrait s'y installer qu'en excluant l'autre. Cette observation est particulièrement intéressante car elle souligne qu'un équilibre biologique résulte toujours d'une lutte entre les espèces, chaque espèce n'ayant d'autre souci que de survivre. Cette pression est permanente au sein de chaque population. Le biotope n'offrant qu'un espace, une nourriture limitée, les populations cherchant leur expansion, agissent en freinant l'expansion de leur voisine.

Il devient difficile de classer ces différents mécanismes comme notre esprit cartésien voudrait pouvoir le faire. Il faut se rappeler ici combien l'écologie est une science synthétique qui non seulement fait appel à des connaissances dans de nombreux domaines mais encore aborde l'étude des phénomènes d'équilibre où la complexité est le plus souvent la garante de la stabilité.

Malgré leur importance dans l'étude de la faune du sol, les travaux d'écologie sur les Protozoaires sont rares sinon inexistantes. Il est certain que les problèmes d'isolement, de conservation, de recensements et leur faculté de développement très rapide ou au contraire d'enkystement en font un groupe difficile à étudier. Les Thécamoebiens se sont pourtant révélés intéressants pour un travail écologique et malgré les difficultés techniques, les résultats obtenus nous ont largement ouvert des perspectives nouvelles.

Cependant, nous pensons que l'écologie des Thécamoebiens ne trouvera de progrès dans l'avenir que par la connaissance biologique du groupe. À l'heure où la collaboration interdisciplinaire est à l'honneur, il faut souhaiter que le protistologue, penché sur son travail de laboratoire œuvre avec l'écologiste tourné, lui, vers le milieu naturel. Vue dans l'optique de l'écologiste, cette nécessité se justifie doublement. D'abord, la méconnaissance de la reproduction rend difficile et incomplète l'interprétation des phénomènes naturels, d'autre par l'abondance du matériel qui passe sous les yeux de l'écologiste lui permet de rencontrer de nombreuses formes kystiques qui mériteraient l'étude plus approfondie d'un spécialiste.

Les méthodes mathématiques ont été particulièrement rentables. D'une manière générale, nous pensons qu'il n'est pas nécessaire d'alourdir un travail par des méthodes d'analyses quantitatives surtout quand celles-ci n'apportent rien de plus que les méthodes traditionnelles d'investigation. Ici, les analyses mathématiques ont été plus que confirmatives. Elles ont permis de déterminer et de mesurer la longueur des cycles. L'analyse factorielle, incluant à la fois toutes les espèces et leur cycle a fait apparaître, dans les peuplements et en intégrant les dynamiques spécifiques, des types de relations écologiques qui n'avaient pas apparu de prime abord. Ces relations, une fois l'analyse faite, sont vérifiables très simplement et on pourrait croire que l'analyse n'était pas indispensable. Bien au

contraire ! L'analyse a sélectionné dans les données dont l'abondance dépasse nos possibilités humaines de synthèse, les phénomènes qui répondent à une règle.

Il est évident que tout n'a pas été dit et qu'on pourrait, à l'infini, étudier des cycles saisonniers dans tous les biotopes possibles et en tirer des informations nouvelles. Cependant, dans une perspective d'avenir sur l'aspect quantitatif des peuplements thécamoebiens, ce travail était indispensable et constitue une base pour une connaissance plus approfondie. On saura que pour n'importe quelle étude, les échantillons seront obligatoirement très nombreux et qu'ils devront se prélever durant des périodes climatiques où la faune thécamoebienne est abondante. On aura une indication pour comprendre un échantillonnage instantané et le situer dans le temps.

On a vu l'importance que nous avons attachée à l'espèce dans ce travail. C'est pourquoi, au-delà de la notion de présence, nous avons tenu à signifier son importance par sa densité pour expliquer le mécanisme relationnel des communautés. *L'espèce*, artisan de la communauté, est à l'origine même de sa dynamique. Sa densité traduit son impact sur le milieu, sur ses congénères, elle situe l'espèce dans les rapports de forces du groupe. Partant de cette donnée fondamentale, nous avons cherché la place de chaque espèce dans sa communauté et tenté de souligner son rôle essentiellement dynamique dans l'équilibre de l'écosystème.

## REMERCIEMENTS

Je remercie très vivement Monsieur le Professeur C. Delamare Deboutteville qui a bien voulu prendre en charge la direction de ce travail, Monsieur le Professeur G. Vago, Membre de l'Institut, qui m'a permis de le réaliser dans le cadre de la Station de Recherches Cytopathologiques de Saint-Christol-les-Alès, Messieurs L. Bonnet et J. F. Ponge pour leur participation aux calculs statistiques et Monsieur G. Vannier pour les indications climatiques de la Forêt de Sénart.



## RÉSUMÉ

Les Thécamoebiens de quelques humus forestiers acides ont fait l'objet d'une étude quantitative pendant une année. Trois stations ont été étudiées. Deux sont situées en Moyenne-Belgique : une chênaie à luzule et une pessière. La troisième est une chênaie à molinie dans la région parisienne.

Les trois grandes parties de ce travail sont la description des biotopes, la biologie des Thécamoebiens et enfin une synthèse des deux premières parties : l'écologie des Thécamoebiens dans ces milieux.

Les trois biotopes sont acides, leur C/N est élevé, la couche d'humus est la plus chaude et la plus sèche. L'ensemble des mesures touchent la température de l'air et du sol, l'humidité actuelle, la pluviosité et la pluviométrie. Dans la chênaie à molinie, on y a ajouté l'évaporation au niveau du sol, l'humidité relative et le niveau de la nappe phréatique.

Les Thécamoebiens sont des organismes assez mal connus. En deuxième partie, nous avons résumé les connaissances acquises au sujet de leur classification, leur éthologie. Nous avons souligné les formes d'adaptations des pseudopodes et de la morphologie de la thèque à la vie édaphique : c'est dans la pessière que la taille moyenne est la plus faible.

L'étude quantitative des Thécamoebiens n'a pu se faire que par la mise au point d'une technique permettant d'estimer leur densité. Elle consiste très simplement en une filtration sur membrane d'une suspension très légère de sol. Les manipulations très parcimonieuses en font une méthode très fiable.

Selon les problèmes étudiés, différentes méthodes statistiques ont été utilisées : l'analyse de variances par contrastes orthogonaux, l'analyse factorielle, les corrélations et les autocorrélations en séries décalées.

Soulignons les conclusions écologiques suivantes :

- La grande variabilité de la densité est sans doute le fruit d'un potentiel de reproduction rapide.
- Le peuplement le plus dense (la pessière) est aussi le plus structuré et le moins riche en espèces. Il est dominé par *Euglyphidion enigmaticum* qui en fait la physionomie.
- Le peuplement le plus pauvre (chêne à molinie) est le plus diversifié.
- Quatre espèces dominantes sont présentes en abondance dans les trois stations : *Phryganella acropodia*, *Euglyphidion enigmaticum*, *Trinema complanatum* et *Plagiopyxis declivis*.
- La chênaie à luzule est caractérisée par *Hyalosphenia subflava*, la pessière par *Trigonopyxis arcuata* et la chênaie à molinie par *Centropyxis aerophila* var. *sphagnicola*.
- D'une manière globale, les trois peuplements ont un cycle saisonnier. Dans la chênaie à luzule et dans la pessière, il est de 6 mois ; dans la chênaie à molinie, il est de 40 semaines.
- Chez certaines espèces, on observe un développement printanier : chez *Plagiopyxis declivis*, *Phryganella acropodia*, *Phryganella paradoxa* et *Euglyphidion enigmaticum* dans les trois stations, chez *Centropyxis aerophila* var. *sphagnicola* et *Phryganella acropodia* var. *penardi* dans la chênaie à molinie et chez *Euglypha cuspidata* dans la chênaie à luzule.
- La durée des cycles est de 6 mois pour *Plagiopyxis declivis* en chênaie à luzule et *Phryganella acropodia* en chênaie à luzule et dans la pessière. Il est de 3 mois pour *Tracheleuglypha acolla* et *Trinema complanatum* dans la chênaie à molinie et de 40 semaines pour *Plagiopyxis declivis* et *Phryganella acropodia* dans la chênaie à molinie.

- Les kystes de sexualité sont surtout présents pendant les périodes printanières.
- Les épiphragmes apparaissent aux saisons défavorables.
- Les facteurs de milieu sont en corrélation significatives avec *Phryganella acropodia*, *Trinema complanatum*, et *Euglyphidion enigmaticum* en chênaie à luzule, avec *Trigonopyxis arcula* dans la pessière et *Centropyxis sylvatica* var. *minor*, *Plagiopyxis declivis*, *Schoenbornia viscidola*, *Phryganella acropodia* var. *penardi*, *Corythion delamarei*, *Euglypha laevis* var. *minor* et *Pseudodiffugia senartensis* en chênaie à molinie. Dans cette station, c'est avec le niveau de la nappe phréatique que les corrélations sont le plus souvent significatives.

— En chênaie à luzule, il semble qu'il y ait deux antagonismes : le premier entre *Trigonopyxis arcula* d'une part et *Plagiopyxis declivis* associé à *Euglypha cuspidata* d'autre part, le second entre *Centropyxis aerophila* var. *sphagnicola* et *Phryganella paradoxa*.

— Les corrélations entre les trois peuplements sont toutes significatives.

En conclusion, ces diverses observations montrent bien que chaque espèce se comporte vis-à-vis de l'ensemble en fonction d'un facteur interne, inné qui résume sa nature, ses exigences et ses tolérances et en fonction de l'impact des autres espèces sur elle-même.

## SUMMARY

The Testacean fauna of acidic humus from different forests has been studied quantitatively over a period of one year. Three biotopes were studied: two located in Belgium included an oak-wood with *Luzula luzuloides* and a spruce-wood and one in the Paris area consists of an oak-wood with *Molinia caerulea*.

This study is divided in three parts: the description of the biotopes, the biology of the Testacea and a synthesis of these two parts dealing with the ecology of Testacea in these biotopes.

The three biotopes were acid with a high C/N ratio and consisted of a very thick layer of humus. Measurements of climatic factors included the temperature of the air and the soil, the soil moisture, the pluviosity and the pluviometry. The data indicated that the oak-wood with *Molinia* had the warmest and driest climate. In this last biotope, evaporation at the soil surface, soil moisture and level of the subsoil water were also measured.

The Testacea are rather poorly known organisms. We have summarized in the second part of the work the available data concerning their classification and ethology. We have emphasized the adaptative forms to edaphic life in relation with the pseudostoma and the morphology of the shells. Thus the lowest average size of the Testacea was found in the spruce-wood.

Quantitative studies of Testacean populations have required to set up a method for estimating their density. This was achieved by filtration of a very light soil suspension through a Millipore filter. The very few manipulations made this method a highly reproducible one.

According to the problem studied different methods of statistical calculation were used (analysis of variance with the contrasts method of Scheffé, factorial analysis, correlations and autocorrelations in shifted series.)

The following ecological conclusions should be emphasized:

— The high variability in the density of populations arises very likely from their very rapid potentiality of reproduction.

— The highest density (spruce-wood) corresponds to the most structured population with the lowest number of species. It was dominated by *Euglyphidion enigmaticum* which gave the station its physionomy.

— In the poorest station (oak-wood with *Molinia*) the fauna was also the most diversified. Four predominant species were present in large number in the three biotopes: *Phryganella acropodia*, *Euglyphidion enigmaticum*, *Trinema complanatum* and *Plagiopyxis declivis*.

— The oak-wood with *Luzula* was characterized by *Hyalosphenia subflava*, the spruce-wood by *Trigonopyxis arcuata* and the oak-wood with *Molinia* by *Centropyxis aerophila* var. *sphagnicola*.

— Generally speaking, the three stations showed a seasonal cycle. In the oak-wood with *Luzula* and in the spruce-wood, this cycle was 6 months long. In the oak-wood with *Molinia*, it was of 40 weeks.

— Some species have their development during spring time. Such is the case for *Plagiopyxis declivis*, *Phryganella acropodia*, *Phryganella paradoxa* and *Euglyphidion enigmaticum* in the three biotopes, for *Centropyxis aerophila* var. *sphagnicola* and *Phryganella acropodia* var. *penardi* in the oak-wood with *Molinia* and for *Euglypha cuspidata* in the oak-wood with *Luzula*.

— The cycle duration was of 6 months for *Plagiopyxis declivis* in the oak-wood with *Luzula* and *Phryganella acropodia* in the same biotope and in the spruce-wood. It lasted for 3 months for

*Trigonopyxis arcula* and *Trinema complanatum* in the oak-wood with *Molinia* and for 40 weeks for *Plagiopyxis declivis* and *Phryganella acropodia* in the same biotope.

- The reproductive cysts were mainly abundant during spring time.
- The epiphragms appeared during the unfavourable seasons.
- Environmental factors were in significant correlations with *Phryganella acropodia*, *Trinema complanatum* and *Euglyphidion enigmaticum* in the oak-wood with *Luzula*, with *Trigonopyxis arcula* in the spruce-wood and *Centropyxis sylvatica* var. *minor*, *Plagiopyxis declivis*, *Schoenbornia viscidola*, *Phryganella acropodia* var. *penardi*, *Corythion delamarei*, *Euglypha larvis* var. *minor* and *Pseudodiffugia senartensis* in the oak-wood with *Molinia*. In this last biotope the most significant correlations were found with the level of the subsoil water.
- Two antagonisms were apparently present in the oak-wood with *Luzula* : one between *Trigonopyxis arcula* and *Plagiopyxis declivis* associated with *Euglypha cuspidata*, the other between *Centropyxis aerophila* var. *sphagnicola* and *Phryganella paradoxa*.
- The correlations between the three stations were all significant.

## BIBLIOGRAPHIE

- BACHELIER, G et COMBEAU, A., 1971. — Dynamique saisonnière de deux sols en climat tempéré. R.C.P. 40. Écologie du sol C.N.R.S. : 187-253.
- BAUZON, D., ROUILLEUR, J. et BACHELIER, G., 1967. — Caractéristiques pédologiques et microbiologiques des sols de la station R.C.P. 40 de la forêt de Sénart et du Parc de Brunoy. Rev. Écol. Biol. Sol, 4 : 533-551.
- BERTHET, P., 1954. — L'échantillonnage de la litière de forêts pour l'étude quantitative des populations d'Acaréens et de Collembolles. Ann. Soc. roy. Zool. Belg., 85 : 5-12.
- BERTHET, P., 1960. — La mesure écologique de la température par la détermination de l'inversion du saccharose. Vegetatio, 9 : 197-207.
- BONNET, L., 1958. — Les Thécamoebiens des Bouillouses. Bull. Soc. Hist. Nat., 93 : 529-543.
- BONNET, L., 1959 a. — Dékystement, phase trophique et enkystement chez *Plagiopyxis minuta* (Thécamoebiens). Incidences systématiques. C.R. Acad. Sc Paris, 249 : 2617-2619.
- BONNET, L., 1959 b. — Nouveaux Thécamoebiens du sol (II). Bull. Soc. Hist. Toulouse, 94 : 407, 412.,
- BONNET, L., 1959 c. — Nouveaux thécamoebiens du sol (II). Bull. Soc. Hist. Toulouse, 94 : 407, 412.,
- BONNET, L., 1959 d. — Quelques aspects des populations thécamoebiennes endogées. Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse, 94 : 413-428.
- BONNET, L., 1960 a. — Thécamoebiens des Sols d'Angola (I). Publ. cult. Co. Diam. Ang. Lisboa, 51 : 79-86.
- BONNET, L., 1960 b. — Kystes et trophophase chez *Plagiopyxis minuta* Bonnet (Thécamoebiens). Bull. Soc. Zool. France, 85 : 43-52.
- BONNET, L., 1960 c. — Nouveaux Thécamoebiens du sol (III). Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse, 96 : 209-211.
- BONNET, L., 1961 a. — Caractères généraux des populations thécamoebiennes endogées. Pedobiologia, 1 : 6-24.
- BONNET, L., 1961 b. — Les Thécamoebiens, indicateurs pédologiques et la notion de climax. Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse, 96 : 80-86.
- BONNET, L., 1961 c. — Nouveaux thécamoebiens du sol (IV). Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse, 96 : 267-270
- BONNET, L., 1961 d. — L'émission pseudopodique chez les Thécamoebiens endogés. Bull. Soc. Zool. France, 86 : 17-28.
- BONNET, L., 1962. — Thécamoebiens du sol, in Delamare Deboutville, C. et Rapoport, E. Biol. Amer. Australe C.N.R.S., Paris, 1 : 43-47.
- BONNET, L., 1963. — L'émission pseudopodique chez les Thécamoebiens endogés. Bull. Soc. Zool. France, 88 : 57-63.
- BONNET, L., 1964. — Le peuplement thécamoebien des sols. Rev. Écol. Biol. Sol, 1 : 123-408.
- BONNET, L., 1965 a. — Le peuplement thécamoebien de la région d'Odéron (Hautes-Pyrénées). 1. Quelques aspects de la faune des tourbières. Ann. Limnologie, 1 : 113-143.
- BONNET, L., 1965 b. — Sur le peuplement thécamoebien de quelques sols du Spitzberg. Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse, 100 : 281-293.
- BONNET, L., 1965 c. — Nouveaux Thécamoebiens du sol (V). Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse, 100 : 330-332.
- BONNET, L., 1966 a. — Le peuplement Thécamoebien des Sols du Gabon. Biol. Gabonica, 2 : 183-214.
- BONNET, L., 1966 b. — Le peuplement thécamoebien de quelques sols du Chili. Protistologica, 2 : 113-140.
- BONNET, L., 1967 a. — Le peuplement thécamoebien de quelques sols de la République du Congo-Brazzaville. Cah. ORSTOM, sér. Biol., 3 : 43-53.
- BONNET, L., 1967 b. — Le peuplement thécamoebien des sols de Grèce. Biol. Gal. Hel., 1 : 7-26.

- BONNET, L., 1969. — Aspect généraux du peuplement thécamoebien édaphique de l'Afrique intertropicale. Publ. cult. Co. Diam. Ang. Lisbon, 81 : 137-176.
- BONNET, L., 1970 a. — Les *Distomatopyzidae* fam. nov. et la structure diplostome chez les Thécamoebiens (*Rhizopoda Testacea*). C.R. Acad. Sc. Paris, 271 : 1189-1191.
- BONNET, L., 1970 b. — Nouveaux Thécamoebiens du sol (IV). Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse, 106 : 328-332.
- BONNET, L., CASSAGNAU, P. et de IZARRA, D. C., 1970. — Étude écologique des Collemboles muscicoles du Sidobre (Tarn) II. Modèle mathématique de la distribution des espèces sur un rocher. Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse, 106 : 127-145.
- BONNET, L., et THOMAS, R., 1955. — Thécamoebiens du sol (L). Bull. Hist. Nat. Toulouse, 90 : 411-428.
- BONNET, L. et THOMAS, R., 1960. — Étude sur les Thécamoebiens du sol (II). Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse, 95 : 339-349.
- BONNET, L. et THOMAS, R., 1960. — Faune terrestre et d'eau douce des Pyrénées-Orientales : V. Thécamoebiens du sol. Suppl. Vie et Milieu, Paris, 103 p.
- BRAUN-BLANQUET, J., 1964. — Pflanzensoziologie. Springer-Verlag, Wien, 865 p.
- CAMHAR, R., THOMAS, R. et LE BLANC, M., 1963. — Recherches sur la constitution de la thèque des Arcelles (Genre *Arcella*, Rhizopodes testacés) ; observations au microscope électronique. C.R. Acad. Sc. Paris, 256 : 1364-1366.
- CANCELA DA FONSECA, J. P., 1966. — Théorie de l'information et diversité spécifique. Bull. Mus. Hist. Nat., 38 : 961-968.
- CANCELA DA FONSECA, J. R., 1967. — La théorie de l'information appliquée à la productivité de la microfaune du sol. Secondary Prod. of ter. Ecosystems. Ed. K. Petruszewicz, Warszawa-Krakow : 631-646.
- CANCELA DA FONSECA, J. P., 1968. — L'outil statistique en biologie du sol IV — Corrélations de rang et affinités écologiques. Rev. Ecol. Biol. Sol, 5 : 41-54.
- CANCELA DA FONSECA, J. R. et VANNIER, G., 1969. — Échantillonnage des microarthropodes du sol., 207-236 in LAMOTTE, M. et BOURLIÈRE : problèmes d'écologie : L'échantillonnage des peuplements animaux des milieux terrestres. Masson et C<sup>ie</sup>, Paris, 303 p.
- CARPENTER, W. B., PARKER, W. K. et JONES, T. R., 1862. — Introduction to the study of the Foraminifera. Ray Soc. : 1-319.
- CASH, J. et HOPKINSON, J., 1909. — The British Freshwater Rhizopoda and Heliozoa Vol. 2. Rhizopoda. Part. II. Ray Soc. London : 1-166.
- CASH, J. et WAILES, G. H., 1915. — The British Freshwater Rhizopoda and Heliozoa Vol. 3. Rhizopoda. Part III. Ray Soc. London : 37-38.
- CHARDEZ, O., 1956 a. — Variations morphologiques et tératologie chez quelques Rhizopodes testacés. Biol. Jaarb., 23 : 265-276.
- CHARDEZ, D., 1956 b. — Contribution à la faune rhizopodique de Belgique. Rev. Verv. Hist. Nat., 13 : 23-32 ; 42-49.
- CHARDEZ, D., 1957 a. — Thécamoebiens nouveaux pour la faune rhizopodique de Belgique. Rev. Verv. Hist. Nat., 14 : 13-15.
- CHARDEZ, D., 1957 b. — Contribution à la faune rhizopodique de Belgique II, Rev. Verv. Hist. Nat., 14 : 62-87.
- CHARDEZ, D., 1958. — Contribution à la faune rhizopodique de Belgique III — Thécamoebiens des Ardennes. Rev. Verv. Hist. Nat., 15 : 24-29 ; 88-90.
- CHARDEZ, D., 1960 a. — Note sur les Thécamoebiens d'Otrange et découverte d'un genre nouveau. Ann. Soc. Roy. Zool. Belg., 91 : 39-43.
- CHARDEZ, D., 1960 b. — Introduction à l'étude des Thécamoebiens du sol. Bull. Inst. Agr. Stat. Rech. Gembl., 28 : 118-131.
- CHARDEZ, D., 1960 c. — Étude comparée des Thécamoebiens de 3 biotopes dans 3 milieux différents. Bull. Inst. Agr. Stat. Rech. Gembl., 28 : 132-133.
- CHARDEZ, D., 1960 d. — Études sur deux *Diffugia*. Hydrobiologia, 16 : 118-125.
- CHARDEZ, D., 1960 e. — Thécamoebiens terricoles d'une station préhistorique. Rev. Verv. Hist. Nat., 17 : 67-68.

- CHARDEZ, D., 1960 f. — Sur quelques Thécamoebiens du genre *Trinema* DUJARRIN. Bull. Inst. Agr. Stat. Rech. Gembl. 28 : 266-274.
- CHARDEZ, D., 1961 a. — Contribution à la faune rhizopodique de Belgique IV — Thécamoebiens des régions campinoises. Rev. Verv. Hist. Nat., 18 : 34-37.
- CHARDEZ, D., 1961 b. — Thécamoebiens de Corse. Rev. Verv. Hist. Nat., 18 : 85-89.
- CHARDEZ, D., 1961 c. — Note sur *Phryganella acropodia* (HERTWIG et LESS) HOPKINSON et sa variété *penardi* DECLÔTRE (*Protozoa Rhizopoda*). Bull. Inst. Agr. Stat. Rech. Gembl., 29 : 122-124.
- CHARDEZ, D., 1961 d. — Catalogue des Thécamoebiens de Belgique (*Protozoa, Rhizopoda testacea*). Bull. Inst. Agr. Stat. Rech. Gembl., 29 : 269-300.
- CHARDEZ, D., 1961 e. — Note sur les Thécamoebiens d'Otrange (Hesbaye) et découverte d'un genre nouveau. Ann. Soc. Roy. Zool. de Belg., 91 : 39-43.
- CHARDEZ, D., 1961 f. — Sur *Diffugia acuminata* EHRENBERG (*Rhizopoda testacea*). Bull. Inst. Agr. Stat. Rech. Gembl., 29 : 301-308.
- CHARDEZ, D., 1962 a. — Sur *Diffugia globularis* var. *sphaerica* Chardez (*Rhizopoda testacea*). Rev. Verv. Hist. Nat., 19 : 1-2.
- CHARDEZ, D., 1962 b. — Note sur *Euglypha loevis* PERTY (*Protozoa Rhizopoda*). Bull. Inst. Agr. Stat. Rech. Gembl., 30 : 84-86.
- CHARDEZ, D., 1962 c. — Sur *Centropyxis sylvatica* (Deflandre) Thomas. Biol. Jaarb., 316-320.
- CHARDEZ, D., 1962 d. — Deux variétés nouvelles de Thécamoebiens. Bull. Inst. Agr. Stat. Rech. Gembl., 30 : 261-262.
- CHARDEZ, D., 1962 e. — Sur les Thécamoebiens des sols forestiers du Sart-Tilman (Liège). Bull. Inst. Agr. Stat. Rech. Gembl., 30 : 263-272.
- CHARDEZ, D., 1963 a. — Thécamoebiens des Hautes Fagnes en Belgique. Rev. des Htes Fagnes : 1-12.
- CHARDEZ, D., 1963 b. — Thécamoebiens des fumiers. Bull. Inst. Agr. Stat. Rech. Gembl., 31 : 17-20.
- CHARDEZ, D., 1963 c. — Influence du milieu sur *Centropyxis aculeata* (Ehrenberg) Stein. Bull. Inst. Agr. Stat. Rech. Gembl., 31 : 13-19.
- CHARDEZ, D., 1963 d. — Variabilité des populations d'*Euglypha strigosa* (Ehrenberg) Leidy en fonction de l'habitat. Bull. Inst. Agr. Stat. Rech. Gembl., 31 : 21-27.
- CHARDEZ, D., 1964 a. — Sur la répartition verticale des Thécamoebiens endogés. Bull. Inst. Agr. Stat. Rech. Gembl., 32 : 26-32.
- CHARDEZ, D., 1964 b. — Thécamoebiens pélagiques (*Protozoa Testacea*). Bull. Inst. Agr. Stat. Rech. Gembl., 32 : 209-304.
- CHARDEZ, D., 1964 c. — Sur la nutrition de *Centropyxis discoides* (PENARD) DEFLANDRE. Bull. Inst. Agr. Stat. Rech. Gembl., 32 : 305-308.
- CHARDEZ, D., 1964 d. — Thécamoebiens (*Rhizopodes testacés*) Exp. hydrobiol. Bangweola Luapula, vol. X, fasc. 2, 77 p.
- CHARDEZ, D., 1965 a. — Kystes de résistance chez *Hyalosphenia* Leydi. Bull. Inst. Agr. Stat. Rech. Gembl., 33 : 488-490.
- CHARDEZ, D., 1965 b. — Sur un mode particulier et peu connu de reproduction chez les Thécamoebiens aquatiques. Bull. Inst. Agr. Stat. Rech. Gembl., 33 : 26-34.
- CHARDEZ, D., 1965 c. — Écologie générale des Thécamoebiens. Bull. Inst. Agr. Stat. Rech. Gembl., 33 : 307-341.
- CHARDEZ, D., 1966 a. — Sur *Diffugia bacillifera* Penard (Thécamoebien). Rev. Verv. Hist. Nat., 23 : 163.
- CHARDEZ, D., 1966 b. — Note sur quelques Thécamoebiens *Eulobosa*. Rev. Verv. Hist. Nat., 23 : 1-4.
- CHARDEZ, D., 1966 c. — Note sur quelques Thécamoebiens. Bull. Rech. Agr. Gembl., 1 : 20-24.
- CHARDEZ, D., 1966 d. — Études monographiques sur quelques genres de Thécamoebiens. Bull. Rech. Agr. Gembl., 1 : 177-189.
- CHARDEZ, D., 1967 a. — Thécamoebiens de quelques milieux particuliers. Rev. Verv. Hist. Nat., 24 : 1-7.
- CHARDEZ, D., 1967 b. — Mise au point systématique à propos de deux espèces du genre *Heleopora*. Rev. Verv. Hist. Nat., 24 : 1.
- CHARDEZ, D., 1967 c. — *Diffugia sphincta* Jung, Rhizopode testacé nouveau pour la microfaune de Belgique. Bull. Rech. Agr. Gembl., 2 : 227-229.

- CHARDEZ, D., 1967 d. — Monographie du genre *Quadrullella* Cockerell (Protozoa, Rhizopoda Testacea). Bull. Rech. Agr. Gembl., 2 : 230-241.
- CHARRET, R., 1967. — Caractères cytologiques du Thécamoebien *Arcella polypora*. Protistologica, 3 : 73-78.
- CHARRET, R. et VIVIER, E., 1964. — Sur l'ultrastructure d'*Arcella polypora* (Rhizopode testacé). Third. Eur. Reg. Conf. on Electr. Microscopy. Acad. Sc. Prague : 187-188.
- CONRAD, W., 1942 a. — Notes protistologiques Flagellates, Algues et Thécamoebiens d'Ardenne. Bull. Mus. Roy. Hist. Nat. Belg., 29 : 18.
- CONRAD, W., 1942 b. — Sur la faune et la flore d'un ruisseau de l'Ardenne belge. Mém. Mus. Hist. Nat. Belg., 99 : 3-177.
- COÛTEAUX, M. M., 1967. — Une technique d'observation des Thécamoebiens du sol pour l'estimation de leur densité absolue. Rev. Écol. Biol. Sol., 4 : 593-596.
- COÛTEAUX, M. M., 1969 a. — Thécamoebiens muscicoles de Gaume et de Moyenne-Belgique. Rev. Écol. Biol. Sol., 6 : 413-428.
- COÛTEAUX, M. M., 1969 b. — Étude de la communauté de Thécamoebiens d'une chênaie à luzule (Moyenne-Belgique). C. R. Acad. Sc., 269 : 335-338.
- COÛTEAUX, M. M., 1972 a. — Distribution des Thécamoebiens de la litière et de l'humus de deux sols forestiers d'humus brut. Pedobiologia, 12 : 237-243.
- COÛTEAUX, M. M., 1972 b. — *Pseudodifflugia senartensis* n. sp. et *Pseudodifflugia moderi* n. sp., nouveaux Thécamoebiens édaphiques. Bull. Mus. Hist. Nat., 3<sup>e</sup> sér., 43 : 513-516.
- COÛTEAUX, M. M., 1974. — Dynamique des Thécamoebiens dans trois sols forestiers acides. Act. Protozool., 1 : 359.
- COÛTEAUX, M. M., 1975 a. — Écologie des Thécamoebiens de quelques humus bruts. V<sup>e</sup> Col., Inst. Zool. Sol. 1973. Prog. Soil. Zool. : 125-132 Prague.
- COÛTEAUX, M. M., 1975 b. — Quelques aspects des relations entre les Thécamoebiens et les sols. Col. Écol. Sol. Montpellier 1973, in. Rev. Écol. Biol. Sol., 12, 1 : 45-55.
- COÛTEAUX, M. M., 1975 c. — Écologie des Thécamoebiens de quelques humus bruts forestiers : L'espèce dans la dynamique de l'équilibre. Rev. Écol. Biol. Sol., 12, 2 : 421-447.
- COÛTEAUX, M. M., 1975 d. — Le peuplement thécamoebien du sol et la nature de l'eau disponible. Bull. Écol., (sous presse).
- DA CUNHA, A., 1943. — Contribuição para o conhencimento da fauna de protozoarios do Brazil. Mem. Inst. Oswaldo Cruz, 5 : 101-122.
- DAJOZ, R., 1971. — Précis d'écologie. Dunod, Paris, 434 p.
- DAGNELIE, P., 1960 a. — Contribution à l'étude des communautés végétales par l'analyse factorielle. Bull. Serv. Carte phytogéogr. sér. B 5, 1 : 7-71.
- DAGNELIE, P., 1960 b. — Contribution à l'étude des communautés végétales par l'analyse factorielle. Bull. Serv. Carte phytogéogr. sér. B 5, 2 : 93-195.
- DECLOÏTRE, L., 1947 a. — Les Rhizopodes de la station de Tanaf. Feuille Nat., Paris N.S., 2 : 91-94.
- DECLOÏTRE, L., 1947 b. — Faune rhizopodique des marécages de Tiaroye (Sénégal). Feuille Nat. Paris N.S., 2 : 4-38.
- DECLOÏTRE, L., 1949. — Matériaux pour une faune rhizopodique d'A.O.F. Bull. IFAN, 10 : 235-284.
- DECLOÏTRE, L., 1950 a. — Études sur les Rhizopodes. I. Notes sur deux points de nomenclature. Feuille Nat., Paris N.S., 5-6 : 41.
- DECLOÏTRE, L., 1950 b. — Études sur les Rhizopodes. II. Notes sur la faune française des thécamoebiens des mousses aériennes. Feuille Nat. Paris N.S., 5 : 41-46.
- DECLOÏTRE, L., 1954. — Répartition géographique de quelques *Nebela*. C.R. Soc. Biogeogr., 271 : 32-34.
- DECLOÏTRE, L., 1956 a. — Les Thécamoebiens de l'Éque (Groenland) Hermann et C<sup>ie</sup>. Paris. Expéd. pol. Franç. Missions P. E. Victor. Actual Sci. et Industrie 1242, 8 : 1-100.
- DECLOÏTRE, L., 1956 b. — Le Parc national Niokolo-koba Rhizopodes thécamoebiens. Mém. IFAN, 48 : 233-258.
- DECLOÏTRE, L., 1958 a. — Sur quelques thécamoebiens des Pyrénées. Vie et Milieu, 9 : 58-61.
- DECLOÏTRE, L., 1958 b. — Faune thécamoebienne et Protistes des mares et des mousses de la Forêt de Fontainebleau. Cah. Nat., 14 : 40-41.



- DECLÔTRE, L., 1959. — Sur quelques thécamoebiens du Bassin Parisien. Cahier Nat. N.S., 15 : 33-34.
- DECLÔTRE, L., 1960 a. — Mise au point de systématique dans le genre *Lesquerusia*. Hydrobiologia, 14 : 278-280.
- DECLÔTRE, L., 1960 b. — Mise au point systématique dans le genre *Diffugia*. Hydrobiologia, 14 : 386.
- DECLÔTRE, L., 1960 c. — Structure de la thèse dans le genre *Corythion* Taranek. Hydrobiologia, 16 : 215-217.
- DECLÔTRE, L., 1960 d. — Perfectionnements apportés à un appareil pour une technique d'isolement des micro-organismes du sol, des mousses, des eaux. Int. Rev. ges. Hydrobiol., 45 : 169-171.
- DECLÔTRE, L., 1961 a. — Matériaux pour une faune thécamoebienne du Maroc (Première note). Bull. Soc. Sc. Nat. et Phys. Maroc, 41 : 117-119.
- DECLÔTRE, L., 1961 b. — Matériaux pour une faune thécamoebienne du Maroc (Deuxième note) Thécamoebiens des sols aériens des palmiers de Marrakech. Bull. Soc. Sc. Nat. et Phys. Maroc, 41 : 121-136.
- DECLÔTRE, L., 1962. — Sur quelques Thécamoebiens récoltés en Norvège. Hydrobiologia, 19 : 179-183.
- DECLÔTRE, L., 1964. — Rectification *Schoenbornia* nov. gen. (*Testacea*) Limnologia (Berlin), 2 : 336.
- DECLÔTRE, L., 1965. — Catalogue des Thécamoebiens reconnus au Maroc. (Protozoaires-Rhizoflagellés). Bull. Soc. Sci. Nat. et Phys. Maroc, 45 : 17-27.
- DECLÔTRE, L., 1966. — Comment compter le nombre de Thécamoebiens dans une récolte. Limnologia, 4 : 489-492.
- DECLÔTRE, L., 1968. — Les Thécamoebiens du Grand Lautien. Ann. S.S.A.T.V., 20 : 182-190.
- DECLÔTRE, L., 1969 a. — Thécamoebiens du sol dans le Var. Pinède de Six-Fours-la-Plage. Ann. S.S.N.A.T.V., 21 : 150-153.
- DECLÔTRE, L., 1969 b. — Thécamoebiens bryomadiques dans le Var. Récolte de Six-Fours-la-Plage. Ann. S.S.N.T.A.V., 21 : 154-158.
- DECLÔTRE, L., 1970. — Sur quelques Thécamoebiens dont deux nouveaux, récoltés en Haute-Savoie. Cahier Nat. N.S., 26 : 55.
- DECLÔTRE, L., 1971. — Thécamoebiens de Solliès-Pont (Var). Ann. S.S.N.A.T.V., 23 : 161-165.
- DEFLANDRE, G., 1926 a. — Matériaux pour la faune rhizopodique de France. I. Quelques rhizopodes Testacés de Normandie. Bull. Soc. Linn. de Normandie, 9 : 111-113.
- DEFLANDRE, G., 1926 b. — Matériaux pour la faune rhizopodique de France. II. Rhizopodes du Confolentais. Feuille Nat., 33 : 169-170.
- DEFLANDRE, G., 1926 c. — Notes sur quelques Rhizopodes et Hélozoaires du Vénézuëla. Bull. Soc. Zool. France, 51 : 515.
- DEFLANDRE, G., 1927. — Matériaux pour la faune rhizopodique de France. III. Bull. Soc. Zool. France, 52 : 496.
- DEFLANDRE, G., 1928 a. — Le genre *Arcella*. Arch. Prot., 64 : 152-287.
- DEFLANDRE, G., 1928 b. — Deux genres nouveaux de Rhizopodes testacés. Ann. Prot., 1 : 37.
- DEFLANDRE, G., 1929. — Le genre *Centropyxis* Stein. Arch. Prot., 67 : 322-375.
- DEFLANDRE, G., 1939. — Notules hydrobiologiques sur quelques étangs bretons. Bull. Soc. Bot. France, 86 : 163-170.
- DEFLANDRE, G., 1931. — Thécamoebiens nouveau ou peu connus, I. Ann. Prot., 3 : 91-95.
- DEFLANDRE, G., 1932. — *Paraquadrullella* nov. gen. *irregularis*. Conjugaison et enkystement. C.R. Soc. Biol., 109 : 1346-1347.
- DEFLANDRE, G., 1963 a. — Étude monographique sur le genre *Nebela* Leidy (Rhizopoda-Testacea). Ann. Prot., 5 : 201-286.
- DEFLANDRE, G., 1936 b. — Remarques sur le comportement des pseudopodes chez quelques Thécamoebiens. Ann. Prot., 5 : 65-71.
- DEFLANDRE, G., 1937. — Adaptation stationnelle et notion de l'espèce chez les Thécamoebiens. 70<sup>e</sup> Congrès des Sociétés savantes, 45 : 223-225.
- DEFLANDRE, G., 1953. — Thécamoebiens, in *Traité de Zoologie*, Grassé, P. P., Masson, Paris : 97-149.
- DE LANGHE, J. E., ca. 1967. — Flore de la Belgique, du Nord de la France et des Régions voisines. Ed. Desoer, Liège, 749 p.

- DOMMERGUES, Y. et MANGENOT, F., 1970. — Écologie microbienne du sol. Masson, Paris, 796 p.
- DUCHAUFOUR, Ph., 1965. — Précis de Pédologie. Masson, Paris, 481 p.
- DUJARDIN, F., 1835. — Recherches sur les organismes inférieurs I. Sur la *Gromia oviformis* et sur les Rhizopodes en général. Ann. Sc. Nat., 27<sup>e</sup> série, 4 : 343-352.
- DUJARDIN, F., 1837. — Sur une nouvelle espèce de *Gromia* et sur les Diffugiés. Ann. Sc. Nat., 2<sup>e</sup> série, 8 : 310-312.
- DUJARDIN, F., 1841. — Histoire Naturelle des Zoophytes Infusoires. Paris : 240-259.
- EHRENBERG, C. G., 1838. — Die Infusionsthierchen als vollkommene Organisme. Ein Blick in das tiefere organische Leben der natur. Leipzig.
- ETTEHAD, R., LOSSAINT, P., RAPP, M., 1973. — Recherches sur la dynamique et le bilan de l'eau des sols de deux écosystèmes méditerranéens à chêne vert. In : Écologie du Sol. Nouveaux documents pour une étude intégrée en écologie du sol. R.C.P. 40, C.N.R.S., Paris, 3 : 195-288.
- FISHER, R. A., CORBET, A. S. et WILLIAMS, C. B., 1942. — The relation between the number of species and the number of individuals in a random sample of an animal population. J. Anim. Ecol., 12 : 426-458.
- GASPAR, Ch., 1971. — Les Fourmis de la Famenne. II. Une étude zoosociologique. Rev. Ecol. Biol. Sol., 8 : 553-607.
- GAUSSEN, H., 1954. — Théorie et classification des climats et microclimats. C. R. 8<sup>e</sup> Congr. Inter. Bot. : 425-430.
- GAUTHIER-LIÈVRE, L. et THOMAS, R., 1958. — Les genres *Diffugia*, *Pentagonia*, *Maghrebica* et *Hoogenraadia* (Rhizopodes testacés) en Afrique. Arch. Prot., 103 : 241-370.
- GAUTHIER-LIÈVRE, L. et THOMAS, R., 1960. — Le genre *Cucurbitella* PENARD. Arch. Prot., 105 : 570-602.
- GHILAROV, M. C., 1955. — Les amibes testacés du sol et leur utilisation dans l'étude des sols tourbeux. Pochvovedié, 10 : 61-65 (en Russe).
- GOLEMANSKY, V., 1963. — Catalogue des Thécamoébiens (*Protozoa*, *Rhizopoda*) trouvés en Guinée. Inst. Nat. Rech. Doc. Rech. Afr., 2 et 3 : 72-86.
- GOLEMANSKY, V., 1964. — Thécamoébiens nouveaux et peu connus. Acta Protoz. Varsovie 2, 19 : 197-199.
- GOLEMANSKY, V., 1966 a. — *Playfairina vulkanovi* nov. sp. une nouvelle Rhizopode d'eau douce (*Rhizopoda*, *Testacea*). C.R. Acad. Bulg. Sc. Inst. Zool. Mus., 19 : 57-59.
- GOLEMANSKY, V., 1966 b. — Étude de la faune rhizopodique (*Rhizopoda*, *Testacea*) dans le sol de la Tourbière de Sadovo, région de Plovdiv. Die Fauna Trakiens, 3 : 217-230.
- GOLEMANSKY, V., 1967 a. — Étude sur les espèces et l'écologie des Rhizopodes (*Rhizopoda*, *Testacea*) des Hautes Tourbières de la montagne Vitocha. Ann. Univ. Sofia, 59 : 17-38.
- GOLEMANSKY, V., 1967 b. — Études sur la faune de Rhizopodes (*Sarcodina*, *Rhizopoda*) des mousses épiphytes et terricoles en Bulgarie. Acad. Bulg. Sc. Bull. Inst. Zool. Mus., 24 : 103-119.
- GOLEMANSKY, V., 1967 c. — Tecamoebianos muscicolos (*Rhizopoda*, *Testacea*) de Mexico. Rev. Soc. Mex. Hist. Nat., 18 : 73-77.
- GOLEMANSKY, V., 1968 a. — Nouvelle contribution à la connaissance des Thécamoébiens (*Rhizopoda*, *Testacea*) en Yougoslavie. Acad. Bulg. Sc. Bull. Inst. Zool. Mus., 27 : 57-63.
- GOLEMANSKY, V., 1968 b. — On the species composition and distribution on the Rhizopod fauna of upper Smolian lakes. Acad. Bulg. Sc. Bull. Inst. Zool. Mus., 27 : 171-187.
- GOLEMANSKY, V., 1968 c. — Matériaux sur la faune thécamoébiennne (*Rhizopoda*, *Testacea*) de Cuba. Acta Protoz. Varsovie, 4, 28 : 335-340.
- GOLEMANSKY, V., 1970 a. — *Psammonobiotus communis* GOLEMANSKY, 1968 (*Rhizopoda*, *Testacea*). Une reliette marine du lac d'Ohrid. Acad. Bulg. Sc. Bull. Inst. Zool. Mus., 32 : 63-68.
- GOLEMANSKY, V., 1970 b. — Contribution à la connaissance des Thécamoébiens (*Rhizopoda*, *Testacea*) des eaux souterraines littorales du golf de Gdansk (Pologne). Acad. Bulg. Sc. Bull. Inst. Zool. Mus., 32 : 77-87.
- GOLEMANSKY, V., 1970 c. — *Chardezia caudata* gen. n. sp. n. et *Rhumbrieriella filosa* gen. n. sp. n. Deux Thécamoébiens nouveaux du Psammon bitoral de la mer noire (*Rhizopoda*, *Testacea*). Acad. Bulg. Sc. Inst. Zool. Mus., 32 : 121-125.
- GOLEMANSKY, V., 1970 d. — Thécamoébiens (*Rhizopoda*, *Testacea*) des eaux souterraines littorales de quelques plages de Cuba. Acad. Bulg. Sc. Inst. Zool. Mus., 32 : 151-158.

- GOLEMANSKY, V., 1970 e. — A list of Testacea (Protozoa, Rhizopoda) from the Duszatyńskie Lakes in Poland. *Polska Akad. Inst. Zool. Frag. Faun.*, 16 : 21-24.
- GRACIA, M. del PILAR, 1960. — Nota sobre algunas Tecamebas de la isla de Fernando Poo. *P. Inst. Biol. Apl.*, 32 : 159-164.
- GRACIA, M. del PILAR, 1963. — Resultados de la Expedición Peris-Alvarez à la isla de Annobon (Golfo de Guinea). IV. Tecamebas muscicolas. *P. Inst. Biol. Apl.*, 34 : 5-16.
- GRACIA M. del PILAR, 1964. — Tecamebas muscicolas del valle de Ribas (Gerona). *P. Inst. Biol. Apl.*, 37 : 67-71.
- GRACIA, M. del PILAR, 1965 a. — Tecamebas muscicolas de Gran Canaria. *P. Inst. Biol. Apl.*, 38 : 93-96.
- GRACIA, M. del PILAR, 1965 b. — Tecamebas muscicolas de Tenerife. *P. Inst. Biol. Apl.*, 39 : 123-127.
- GRACIA, M. del PILAR, 1968 a. — Nota sobre algunas Tecamebas (Protozoos Rizopodos) de Nueva Guinea. *P. Inst. Biol. Apl.*, 45 : 27-31.
- GRACIA, M. del PILAR, 1968 b. — Nota sobre *Nebela carinata* (ARCHER) LEIDY (*Thecamebiodea*). *P. Inst. Biol. Apl.*, 44 : 45-55.
- GREEFF, R., 1866. — Ueber einige in der Erde lebende Amöbe und andere Rhizopoden. *Arch. Microsk. Anat.*, 2 : 299-331.
- GROSPIETSCH, Th., 1952 a. — Die Rhizopodenanalyse als Hilfsmittel der Moorforschung. *Die Naturwissenschaften*, 14 : 318-323.
- GROSPIETSCH, Th., 1952 b. — Die beschalten Amöhen unserer Hochmoore. *Mikrokosmos* : 219-224.
- GROSPIETSCH, Th., 1953. — Rhizopodenanalytische Untersuchungen an Mooren Ostholsteins. *Arch. Hydrobiol.*, 47 : 321-452.
- GROSPIETSCH, Th., 1954 a. — Die testaceen Rhizopoden der Hochmoore und ihre Bedeutung für die Moorforschung. *Hydrobiol. Anst. Max Planck Ges. Plön*, 6 : 5-19.
- GROSPIETSCH, Th., 1954 b. — Die Testaceen Rhizopoden der Hochmoore und ihre Bedeutung für die Moorforschung. *Gewässer u. Abw.*, 6 : 5-19.
- GROSPIETSCH, Th., 1954 c. — Die Bedeutung der Rhizopoden-Analyse für die Moorforschung. *Mitteilungen aus der Max-Planck Ges. Göttingen*, 2 : 94-97.
- GROSPIETSCH, Th., 1954 d. — Studien über die Rhizopodenfauna von Schwedisch-Lapland. *Arch. Hydr.*, 49 : 546-580.
- GROSPIETSCH, Th., 1955. — Die testaceen Rhizopoden der Hochmoore und ihre Bedeutung für die Moorforschung und Abwässer, 6 : 5-19.
- GROSPIETSCH, Th., 1957. — Beitrag zur Rhizopodenfauna des Lago Maggiore. *Arch. Hydr.*, 53 : 323-331.
- GROSPIETSCH, Th., 1958 a. — Wechseltierchen (Rhizopoden). *Kosmos-Verlag. Franckh. Stuttgart*, 80 p.
- GROSPIETSCH, Th., 1958 b. — Rhizopoden-Analyse der Moore. *Soc. Inst. Et. Moor. Vaduz*. : 175-182.
- GROSPIETSCH, Th., 1958 c. — Beiträge zur Rhizopoden fauna Deutschlands. I. Die Thecamöben der Rhön. *Hydrobiologia*, 10 : 305-322.
- GROSPIETSCH, Th., 1964. — Die Gattungen *Cryptodiffugia* und *Diffugiella* (*Rhizopoda testacea*). *Zool. Anz.*, 172 : 243-257.
- GROSPIETSCH, Th., 1965. — Monographische Studie der Gattung *Hyalosphenia* Stein. *Hydrobiologia*, 26 : 211-241.
- GROSPIETSCH, Th., 1965. — Schaleamöben im Boden. *Microkosmos*, 54 : 14-18.
- GROSPIETSCH, Th., 1965 c. — Rhizopodenanalytische Untersuchungen im Naturschutzgebiet Bernrieder Flöz (Oberbayern). *Arch. Hydr.*, 61 : 100-115.
- GROSPIETSCH, Th., 1967. — Die Rhizopodenanalyse der Moore und ihre anwendungsmöglichkeit. *Pflanzensoziologie und Palynologia*, R. Tuxen, Jung, den Haag : 181-192.
- GROSPIETSCH, Th., 1971. — Beitrag zur Ökologie der Testaceen Rhizopoden von Marion Island. in *Marion ans Prince Edward Islands : 411-423*. von Zinderen Bakker, Cap Town.
- GUENTHER, W. C., 1985. — *Concepts of Statistical Inference*. Mac Graw-Hill, London, 353 p.
- HARNISCH, O., 1924. — Studien zur Ökologie der Moorfauna. *Biol. Zbl.*, 44 : 110-127.
- HARNISCH, O., 1925 a. — Die Beziehungen der mitteleuropäischen Tierwelt zur Eiszeit. *Arch. Hydr.*, 15 : 515-525.

- HARNISCH, O., 1925 b. — Studien zur Ökologie und Tiergeographie der Moore. Zool. Jahrb (Syst), 5 : 1-166.
- HARNISCH, O., 1927. — Einige Daten zu rezenter und fossilen testaceen Rhizopodenfauna der Sphaguen. Arch. Hydr., 18 : 345-360.
- HARNISCH, O., 1933. — Die testaceen Rhizopoden der Deutschen limnologischen Sunde-Expedition. Arch. Hydr. Suppl., 11 : 578-595.
- HARNISCH, O., 1937. — Neue Baten zur testaceen Rhizopodenfauna moorbildender Sphagnete. Zool. Anz., 120 : 129-137.
- HARNISCH, O., 1938. — Weitere Daten zur Rhizopodenfauna Lapplands. Zool. Anz., 124 : 138-150.
- HARNISCH, O., 1948. — Rhizopodenanalyse der Moore. Biol. Zbl., 67 : 551-562.
- HARNISCH, O., 1949. — Älterer und Jüngerer Sphagnumtorf. Biol. Zbl., 68 : 398-412.
- HARNISCH, O., 1950. — Daten zur Gestaltung der ökologischen Valenz der sphagnicolen Rhizopoden in Verlauf des Post-glazials. Deutsch. Zool. Ztschr., 1 : 222-233.
- HARNISCH, O., 1961. — Rhizopodenanalytisch Studien an einigen Vogesenmooren. Arch. Hydr., 45 : 332-345.
- HEAL, O. W., 1961. — The distribution of testate amoeba (*Rhizopoda, testacea*) in some fens and bogs in northern England. J. Linn. Soc. (Zool), 44 : 369-382.
- HEAL, O. W., 1962. — The abundance and Microdistribution of Testate Amoeba (*Rhizopoda : Testacea*) in *Sphagnum*.
- HEAL, O. W., 1963. — Morphological variation in certain Testacea (*Protozoa : Rhizopoda*). Arch. Prot., 106 : 351-368.
- HEAL, O. W., 1963. — Soil fungi as food for Amoeba in Doeksen, J. et Vander Drift, J., Soil Organisms. Amsterdam : 289-297.
- HEAL, O. W., 1964 a. — Observations on the seasonal and spatial distribution of *Testacea (Protozoa : Rhizopoda)* in *Sphagnum*. J. Anim. Ecol., 33 : 395-412.
- HEAL, O. W., 1964 b. — The Use of Cultures for studying *Testacea (Protozoa : Rhizopoda)* in Soil. Pedobiologia, 4 : 1-7.
- HEAL, O. W., 1965 a. — Observations on testate Amoeba (*Protozoa : Rhizopoda*) from Signy Island, South Orkney Islands. Brit. Antarctic Survey Bull., 6 : 43-47.
- HEAL, O. W., 1965 b. — Some slide collections of *Protozoa* especially *Testacea*. Journ. Quak. Micr. Club, 30 : 1-6.
- HEAL, O. W. et FELTON, M. J., 1965. — Studies on the relationships between the amoeba and the microflora of soil. 2<sup>e</sup> Int. Conf. on Protozoology London, August 1965 in *Excepta Medica Int. Congr. Séries 91* Comm. 124 p.
- HEAL, O. W., BAILEY, A. D. et LATYER, P. M., 1967. — Bacteria, fungi and protozoa in Signy Islands soils compared with those from a temperate moorland. Phil. Trans. Roy. Soc. London B, 252 : 191-197.
- HOOGENRAAD, H. R., 1908. — Bemerkungen über einige Süswasserrhizopoden und Heliozoen. Ann. Biol. Lac. 3.
- HOOGENRAAD, H. R., 1933. — Einige Beobachtungen an *Bullinula indica*. Arch. Prot., 79 : 119-130.
- HOOGENRAAD, H. R., 1935. — Studien die Sphagnicolen Rhizopoden der Niederländischer fauna. Arch. Prot., 84 : 1-100.
- HOOGENRAAD, H. R., 1936. — Zusammenstellung der fossilen Süswasserrhizopoden aus postglaziellen sapropeliern und Torfablagemenden Europe. Arch. Prot., 87 : 402-416.
- HOOGENRAAD, H. R. et de GROOT, A. 1952. — Ueber rätselhaft Elemente in der Schale der thecamöben Moorrhizopode *Bullinula indica* PENARD. Arch. Hydr., 47 : 1-8.
- HERTWIG, R. et LESSER, E., 1874. — Ueber Rhizopoden und derselben nabestehende Organismen. Arch. Mikr. Anat. 10 Suppl. : 35-243.
- HÖTTELING, H. 1933. — Analysis of a Complex of Statistical Variables into Principal Components. J. E.P., 24 : 417-441 et 498-520.
- JOYON, L. et CHARRET, R., 1962. — Sur l'ultrastructure du Thécamoëbiens *Hyalosphenia papilio* (LEIDY). C.R. Acad. Sc. Paris, 255 : 2661-2663.
- JUNG, W., 1934. — Beobachtungen an der Moor-Thecamöben *Bullinula indica* PENARD. Abb. West. Prov. Mus. Naturk., 5 : 9-16.

- JUNG, W., 1936 a. — Thekamöben eines Eggebirgsmoores und zweier moore in Hobenwenn. Ann. Prot., 5 : 84-124.
- JUNG, W., 1936 b. — Thekamöben ursprünglicher lebender deutscher Hochmoore. Abh. Mus. Naturk. Münster, 7 : 1-87.
- JUNG, W., 1942 a. — Südchilensche Thekamöben (Aus dem Sudchilenschen Kündengebiet, Beitrag 10). Arch. Prot., 95 : 253-356.
- JUNG, W., 1942 b. — Illustrierte Thekamöbe-Bestimmungstabellen. I. Die Systematik der Nebelinen. Arch. Prot., 95 : 357-390.
- KENDALL, M. G. 1945. — On the Analysis of Oscillatory Time Series. J. P. Stat. Soc., 106 : 91.
- KENT, W. S., 1880. — A manual of the Infusoria; including a description of all known flagellate, ciliate and tentaculiferous Protozoa, British and foreign, and an account of the organisation and affinities of the sponges. London, 1 : 1-472.
- KUFFERATH, H., 1942. — Récoltes algologiques à Onoz, Gembloux, Rouge-Cloître, Lierre, Herenthals et en Campine. IV : Cyanophycées, Flagellés et divers. Bull. Soc. R. Bot. Belg., 74 : 94-107.
- KUFFERATH, H., 1956. — Les algues et protistes des mares de Chertal en 1952. Bull. Inst. Roy. Sc. Nat. Belg., 32 : 34.
- LAMOTTE, M. et BOURLIERE, F. 1969. — Problèmes d'Écologie; L'échantillonnage des peuplements animaux des milieux terrestres. Masson, Paris, 303 p.
- LEBRUN, Ph., 1965. — Contribution à l'étude écologique des Oribates de la litière dans une forêt de Moyenne-Belgique. Mém. Inst. Roy. Sc. Nat. Belgique, 153, 96 p.
- LEBRUN, Ph., 1971. — Écologie et biocénose de quelques peuplements d'Arthropodes édaphiques. I. Mém. Inst. Roy. Sc. Nat., Belgique 165, 203 p.
- LECLERC, M., 1815. — Note sur la Dillugie, nouveau genre de polypode amorphe. Mém. Mus. Hist. Nat., 2 : 474-478.
- LEIDY, J., 1874. — Notice of some fresh-water and terrestrial Rhizopods. Proc. Acad. Nat. Sc. Philadelphie, 26 : 86-88.
- LEIDY, J., 1879. — Fresh-water Rhizopodes of North America. U.S. Geol. Survey Terr., 12 : 1-324.
- LEIDY, J. 1880. — Rhizopods in mosses of the summit of Roan Mountain, North Carolina. Proc. Acad. Nat. Sc. Philadelphie, 32 : 333-340.
- LLOYD, M. et GELLARDI, R. J., 1964. — A table of calculating the « equitability » component of species diversity. J. An. Ecol., 33 : 217-225.
- LLOYD, M., ZAR, J. H. et KARR, J. R., 1968. — On the calculation of Information-theoretical Measures of Diversity. The American Midland Nat., 79 : 257-272.
- LOEBLICH, A. R. et TAPPAN, J. E. et H., 1961. — Suprageneric classification of the Rhizopoda. J. Paleont., 35 : 245-330.
- MATHER, K., 1965. — Analyse statistique en Biologie. Gauthier-Villars, Paris, 327 p.
- MERCIER, M., LE BLANC, M., THOMAS, R. et CAMBAR, R., 1964. — Observations, en microscopie électronique, sur la constitution de la thèque de quelques Euglyphidae (Rhizopodes testacés). C. R. Acad. Sc. Paris, 258 : 5967-5968.
- MORACZEWSKI, J., 1961. — Testacea du littoral peu profond du lac Kisajno (Région des lacs de Mazurie). Polsk. Arch. Hydr., 9 (32) : 175-194.
- MORACZEWSKI, J., 1962. — Différenciation écologique de la faune des Testacés du littoral peu profond du lac Mamry. Polsk. Arch. Hydr., 10 (33) : 333-353.
- MORACZEWSKI, J., 1964. — Testacea du seston des rivières Wkra et Narew. Acta Protoz. Varsovie, 2 : 103-112.
- MORACZEWSKI, J., 1965. — Taxocénoses des Testacea de quelques petits bassins de terrains inondables de la Narw. Acta Protoz. Varsovie, 3 : 189-213.
- MORACZEWSKI, J., 1966. — Die Artenzusammensetzung und die Sukzession der Taxocénose der Testacea in Kleingewässern. Verh. Int. Verein. Limnol., 16 : 563-570.
- MORACZEWSKI, J., 1967. — Formation de taxocénoses des Testacea dans le lac de Zegrze. Acta. Protoz. Varsovie, 4 : 327-342.
- MORACZEWSKI, J. et BONNET, L., 1969. — Le peuplement thécamoebien de quelques tourbières dans la région de Besse-en-Chandesse (Puy-de-Dôme). Ann. Stat. Biol. Besse-en-Chandesse, 4 : 291-334.

- NAGEL-DE BOOIS, H. R. et JANSEN, E., 1971. — The growth of fungal mycelium in forest soil layers. *Rev. Écol. Biol. Sol.*, 8 : 509-520.
- PENARD, E., 1890. — Études sur les Rhizopodes d'eau douce. *Mém. Soc. Phys. Hist. Nat. Genève*, 31 : 1-230.
- PENARD, E., 1891 a. — Rocky mountains Rhizopodes. *Amer. Nat.*, 25 : 1070-1083.
- PENARD, E., 1891 b. — Contributions à l'étude des Rhizopodes du Léman. *Arch. Sc. Phys. Nat. Genève*, 26 : 134-157.
- PENARD, E., 1893. — *Pelomyxa palustris* et quelques autres organismes inférieurs. *Arch. Sc. Phys. Nat. Genève*, 29 : 165-182.
- PENARD, E., 1899. — Les Rhizopodes de la faune profonde dans le lac Léman. *Rev. Suis. Zool.*, 7 : 1-42.
- PENARD, E., 1900. — Essais de mérotomie sur quelques Diffugiés. *Rev. Suis. Zool.*, 8 : 477-490.
- PENARD, E., 1901. — Notes complémentaires sur les Rhizopodes du Léman. *Rev. Suis. Zool.*, 9 : 225-241.
- PENARD, E., 1902. — Faune Rhizopodique du Bassin du Léman. *Kündig, Genève*, 714 p.
- PENARD, E., 1903. — Notice sur les Rhizopodes du Spitzberg. *Arch. Prot.*, 2 : 238-282.
- PENARD, E., 1904. — Quelques nouveaux Rhizopodes d'eau douce. *Arch. Prot.*, 3 : 391-422.
- PENARD, E., 1905 a. — Les Sarcodiniés des Grands Lacs. *Kündig, Genève*, 135 p.
- PENARD, E., 1905 b. — Les Amibes et le genre *Amoeba*. *Rev. Suis. Zool.*, 13 : 401-409.
- PENARD, E., 1905 c. — Notes sur quelques Sarcodiniés. *Rev. Suis. Zool.*, 8 : 585-616.
- PENARD, E., 1906. — Notes sur quelques Sarcodiniés, 2<sup>e</sup> partie. *Rev. Suis. Zool.*, 14 : 109-141.
- PENARD, E., 1908 a. — Recherches sur les Sarcodiniés de quelques lacs de la Suisse et de la Savoie. *Rev. Suis. Zool.*, 16 : 441-471.
- PENARD, E., 1908 b. — Sur une Diffugie nouvelle des environs de Genève (*D. truncata*). *Rev. Suis. Zool.*, 16 : 472-482.
- PENARD, E., 1909. — Sur quelques Rhizopodes des mousses. *Arch. Prot.*, 17 : 258-296.
- PENARD, E., 1910. — Rhizopodes nouveaux. *Rev. Suis. Zool.*, 18 : 929-940.
- PENARD, E., 1912. — Note sur quelques Sarcodiniés, 3<sup>e</sup> partie. *Rev. Suis. Zool.*, 20 : 1-29.
- PENARD, E., 1917. — Observations sur quelques protozoaires peu connus ou nouveaux. *Rev. Suis. Zool.*, 25 : 1-33.
- PIÉLOU, E. C., 1966. — The Measurement of Diversity in Different Types of Biological Collections. *J. Theoret. Biol.*, 13 : 131-144.
- PONCELET, L. et MARTIN, H., 1947. — Esquisse Climatographique de la Belgique. *Mém. Inst. Roy. Mèt. Belgique*, 27, 265 p.
- PUSSARD, M., 1964. — *Acanthamoeba comandoni* n. sp. Comparaison avec *A. terricola* Pussard. *Rev. Écol. Biol. Sol.*, 1 : 587-610.
- PUSSARD, M., 1964. — Cytologie d'une amibe terricole *Acanthamoeba terricola* n. sp. *Ann. Sc. Nat. Zool. Biol.*, An. 12<sup>e</sup> sér., 4 : 565-600.
- PUSSARD, M., 1966. — Le genre *Acanthamoeba* Volkonsky 1931 (*Hartmannellidae* : *Amoebida*). *Protistologica*, 2 : 71-93.
- RIoux, J. A., 1958. — De quelques concepts en biocénétique. *Bull. Serv. Carte Phytogéogr. Sér. B.*, 3 : 127-150.
- ROSA, K., 1956. — Mikroedafon smorkového a dubového porostu polesi Slapy. *Sborník Československé Akad. Zemedelských ved.*, 29 : 45-62.
- ROSA, K., 1957 a. — Mikroedafon lesních pud javoniry na Slovensku. *Lesnícky časopis. Ročník 3, Česlo.*, 2-3 : 217-238.
- ROSA, K., 1957 b. — Bodenmikroflora und mikrofauna im Fichtenbestande am Praded (Alvater) Přírod. sborník Ostravského Kraje, 18 : 17-75.
- ROSA, K., 1958. — Die Wurzelfüssler im Boden des Kuhani Urwaldes. *Ochrana prírod.*, 13 : 185-187.
- ROSA, K., 1959. — Mikroedafon horických hald u Sokolova Preslia, 31 : 36-43.
- ROSA, K., 1961. — Mikroedafon luzníku lesa u velkého Oseka Výzkumný ústav lesního Hospodárství A Myslivosti česav Zhraslav-Strnady, 23 : 7-31.
- ROSA, K., 1962. — Mikroedafon im degradierten kieferbestand und in töpfen auf tertiärem sand in nova neshei české Budejovice. *Acta Univ. Carol. Biol. Suppl.* : 7-30.

- ROSA, K., 1963. — Mikroedafon lesnych pod Javoriny Sborn. Prac. O. Tatranskom Narodnom Parku, 6 : 75-103.
- SCHNOCK, G. et GALOUX, A., 1967. — Recherches sur l'Écosystème Forêt. Série B : La chênaie mélangée calcicole de Virelles-Blaimont. N° 8 : Réception des précipitations et égouttement. Bull. Inst. Roy. Sc. Nat. Belgique, 43 : 1-30.
- SCHNOCK, G., 1967. — Recherches sur l'Écosystème Forêt. Série B : La chênaie mélangée calcicole de Virelles-Blaimont. N° 17 : Réception des précipitations et écoulement sur les troncs en 1966. Bull. Inst. Roy. Sc. Nat. Belgique, 43 : 1-15.
- SCHNOCK, G., 1968. — Recherches sur l'Écosystème Forêt Série B : La Chênaie mélangée calcicole de Virelles-Blaimont. N° 25 : Bilan des apports hydriques pour 1966 et 1967.
- SCHEIBNBORN, W., 1962. — Zur Ökologie der sphagnicolen, hryokolen und terrikolen Testaceen. Limnologia, 1 : 231-254.
- SCHEIBNBORN, W., 1963. — Die Stratigraphie lebender Testaceen im Sphagnetum der Hochmoore. Limnologia, 1 : 315-321.
- SCHEIBNBORN, W., 1964. — Lebensformtypen und Lebensraumwechsel der Testaceen. Limnologia, 2 : 321-335.
- SCHEIBNBORN, W., 1965 a. — Untersuchungen über die Ernährung bodenbewohnender Testaceen. Pedobiologia, 5 : 205-210.
- SCHEIBNBORN, W., 1965 b. — Studien über die Gattung Diffugiella CASH (Rhizopoda Testacea). Limnologia, 3 : 315-328.
- SCHEIBNBORN, W., 1965 c. — Neue Testaceen aus Wasserleitungen im Bezirk Halle (Saale). Limnologia, 3 : 461-464.
- SCHEIBNBORN, W., 1966 a. — Beschaltene Amöhen (Testacea). A. Ziemsen Verlag. Wittenberg Lutherstadt, 112 p.
- SCHEIBNBORN, W., 1966 b. — Beitrag zur Ökologie und Systematik der Testaceen Spitzhergens. Limnologia, 4 : 463-470.
- SCHEIBNBORN, W., 1967. — Taxozönotik der beschalteten Süßwasser-Rhizopoden. Eine raumstrukturanalytische Untersuchung über Lebensraumweiterung und Evolution bei der Mikrofauna. Limnologia, 5 : 159-207.
- SCHEIBNBORN, W., 1968 a. — Allgemeine Probleme der Besiedlung mikromorphologischer Biotopstrukturen auf Grund der Untersuchungen an Testaceen. Biol. Rdsch. Dtsch., 6 : 193-203.
- SCHEIBNBORN, W., 1968 b. — Taxonomisch-Faunistische Probleme bei der Besiedlung des Bodens an Hand der beschalteten Amöhen (Testacea) Pedobiologia, 8 : 23-29.
- SCHEIBNBORN, W., 1968 c. — Vergleich der zönotischen Größen, der Verteilungsmuster und der Anpassungsstandards der Testaceen-Taxozönotosen in der Biotopreihe vom Aufwuchs bis Erdhoden. Limnologia, 6 : 1-22.
- SCHULZE, F. E., 1877. — Rhizopodenstudien VI. Arch. Mikr. Anat., 13 : 9-30.
- SBANNON, C. E., et WEAVER, W., 1949. — The Mathematical theory of communication. Univ. of Illinois Press, Urbana, 117 p.
- VON SIEBOLD, C. T. E. et von STANNIUS, H., 1845. — Lehrbuch der vergleichenden Anatomie. Erster Theil, Wirbellose Thiere, 1 : 1-679.
- SINGH, B. W., 1946. — A method of estimating of soil Protozoa especially amoeba, based on their differential feeding of bacteria. Ann. Appl. Biol., 33 : 112.
- SLOBODKIN, L. B., 1962. — Growth and regulation of animal populations. Holt, Rinehart and Winston, New York, 184 p.
- STEPANEK, M., 1953 a. — The fauna of Rhizopoda and Heliozoa of the forest pool on the Hradek near Kunratice (Praž). Cas. Nar. Mus. Odd. Prir., 122 : 76-80.
- STEPANEK, M., 1953 b. — The Rhizopodes as Biological Indicators of the contamination of waters. I. Rhizopoda and Heliozoa in the River Moravice (Silesia, Czechoslovakia). Prir. sbor. Ostrav. Kraje, 14 : 470-505.
- STEPANEK, M., 1954. — Krytenky (testaceáa Krkonos Potoky v okolí Janských lázní. Cas. Nar. Mus. odd. Prir., 123 : 96-110.

- STEPANEK, M., 1963 a. — Rhizopoden aus alten, ausgetrockneten Moosproben. *Hydrobiologia*, 21 : 304-327.
- STEPANEK, M., 1963 b. — Trad. du titre russe : Rhizopodenvorkommen in der Wasseleitung von Halle/Saale und in einigen oberflächengewässern und Torfen. *Shor. Vys. skol. Chem. Techn. Pra. Tech. Vod.*, 7 : 401-441.
- STOUT, J. D., 1952. — Protozoa and the soil. *Tuarara*, 4 : 103-107.
- STOUT, J. D., 1961. — Biological and chemical changes following scrub burning on a New Zealand hill soil. 3. Microbiological Changes. *New Zel. J. Sc.*, 4 : 740-752.
- STOUT, J. D. 1963. — Some observations on the Protozoa of some beechwood soils on the Chiltern Hills. *J. An. Ecol.*, 32 : 281-287.
- STOUT, J. D., 1968. — The significance of the protozoan fauna in distinguishing mull and mor of beech (*Fagus sylvatica* L.). *Pedobiologia*, 8 : 387-400.
- STOUT, J. D., 1970. — The Bacteria and Protozoa of some soil samples from Scoresby Land, East Greenland. *Med. Gronland*, 184, 11 : 24 p.
- STOUT, J. D. et HEAL, O. W., 1967. — Protozoa in BURGESS, A. et RAW, F. *Soil Biology* : 149-195.
- THOMAS, R., 1953. — Thécamoebiens de la région bordelaise. *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse*, 88 : 245-264.
- THOMAS, R., 1954. — Sur quelques protozoaires observés à l'Institut botanique de Talence. *Bull. Soc. Pharm. Bordeaux*, 92 : 7.
- THOMAS, R., 1955 a. — Remarques écologiques sur les Thécamoebiens. *Trav. Lab. Inst. Bot.* : 25-28.
- THOMAS, R., 1955 b. — Les Thécamoebiens du sol de l'Institut Botanique. *Bull. Soc. Pharm. Bordeaux*, 93 : 157-160.
- THOMAS, R., 1956. — Rhizopodes thécamoebiens observés dans le département de l'Aisne. *Cah. Nat. Bull. N.P.*, 12 : 25-32.
- THOMAS, R., 1957 a. — Activité psychique chez les unicellulaires. *Ch. Bot. Crypt. Lab. Inst. Bot. Fac. Méd. Pharm. Bordeaux*, : 3 p.
- THOMAS, R., 1957 b. — *Centropyxis eornis* (Ehr.) Leidy et ses variétés. *Bull. Soc. Zool. France*, 82 : 261-263.
- THOMAS, R., 1957 c. — Remarques sur deux Rhizopodes : *Paralieberkuehnia gracilis* (Mörmus) Comb. Nov. et *Amphizonella violacea* Greef. *P.V. Soc. Linn. Bordeaux*, 96 : 7 p.
- THOMAS, R., 1958 a. — Sur quelques *Euglypha* nouvelles ou peu connues observées en Afrique. *Bull. Soc. Hist. Nat. Afr. N.*, 49 : 83-92.
- THOMAS, R., 1958 b. — Observations sur le revêtement des *Trinema*. *Bull. Micr. Appl.*, 8 : 105-108.
- THOMAS, R. 1959 a. — Généralités sur les Thécamoebiens des sols. *Trav. Lab. Bot. Crypt. Inst. Bot.*, : 1-2.
- THOMAS, R., 1959 b. — Les Thécamoebiens muscicoles et terricoles : notions d'écologie générale et comparative. *Soc. Linn. Bordeaux*, 97 : 1-27.
- THOMAS, R., 1960. — Essai pour un catalogue des Rhizopodes testacés des biotopes terricoles. *Bull. Soc. Pharm. Bordeaux*, 99 : 13-22.
- THOMAS, R., 1961 a. — Étude sur les Thécamoebiens des stations à hygrométrie faible et variable. *Mém. D.E.S. Fac. Sc. Clermont-Ferrand* : 68 p.
- THOMAS, R. 1961 b. — Troisième note sur les *Nebelinae* d'Afrique. *Bull. Soc. Hist. Nat. Afr. N.*, 52 : 41-48.
- THOMAS, R., 1961 c. — Note sur quelques Rhizopodes de France. *Cah. Nat. Bull. N.P.*, 17 : 73-80.
- THOMAS, R., 1962. — Kystes et enkystement chez les Thécamoebiens. *Bull. Soc. Zool. France*, 87 : 276-280.
- THOMAS, R. et CHARREZ, D., 1958. — Étude critique de *Trinema penardi* nom. nov. (Thécamoebien) *Cah. Nat. Bull. N.P.*, 14 : 101-104.
- THOMAS, R. et HOVASSE, R., 1962. — Sur la constitution des thèques des Thécamoebiens. I. Le genre *Trinema* et *Trinema lineare* PENARD. *Bull. Micr. Appl.*, 11 : 117-119.
- THOMAS, R. et GAUTHIER-LIÈVRE, L. 1959 a. — Le genre *Lesquereusia* SCHLUMMERGER 1845 (Rhizopodes Testacés). *Bull. Soc. Hist. Afr. N.*, 50 : 34-86.
- THOMAS, R. et GAUTHIER-LIÈVRE, L., 1959 b. — Note sur quelques *Euglyphidae* d'Afrique. *Bull. Soc. Hist. Nat. Afr. N.*, 50 : 204-221.
- THOMPSON, G. H., 1960. — L'analyse factorielle des aptitudes humaines. *P.U.F. Paris*, 421 p.
- THURSTONE, L. L., 1947. — Multiple-factor analysis. A development and expansion of « The Vector of Mind ». *Chicago Press*, 535 p.



- VANNIER, G. 1970. — Réactions des Microarthropodes aux variations de l'état hydrique du sol — Techniques relatives à l'extraction des Arthropodes du sol. Ed. C.N.R.S., Paris, 319 p.
- VANNIER, G. et CANCELA da FONSECA, J. P., 1966. — L'échantillonnage de la Microfaune du sol. La Terre et la Vie I : 77-104.
- van OYE, P., 1944. — Au sujet de la distribution géographique des Rhizopodes. Biol. Jaarb. : 83-91.
- van OYE, P., 1948. — Rhizopodes. Inst. Parc. Nat. Congo Belge, 9 : 1-47. Expl. Parc. Nat. Albert.
- van OYE, P., 1949. — Rhizopodes de Java. Bijdr. t. Dierkunde, 28 : 327-352.
- van OYE, P., 1950. — Les Protistes comme indicateurs biogéographiques. Bull. Soc. Bot. N. France : 49-55.
- van OYE, P., 1951. — Au sujet des Rhizopodes du Grand Duché de Luxembourg. Biol. Jaarb. : 82-121.
- van OYE, P., 1951. — Is *Arcella amphora* van OYE identical with *Arcella apicata* SCHAUDINN ? Hydrobiologia, 3 : 134-198.
- van OYE, P., 1952. — Rhizopoda Venezuelas mit besonderer Berücksichtigung ihrer Biogeographie. Erg. deutsch. himn. Venez. Exp. 1. Deutsch. Verlag der Wissensch.
- van OYE, P., 1953. — Faune rhizopodique de l'étang de Beernem. Biol. Jaarb. : 154-205.
- van OYE, P., 1956 a. — On the Thecamoeban fauna of New Zealand with description of four new species and biogeographical discussion. Hydrobiologia, 8 : 16-37.
- van OYE, P., 1956 b. — Overzicht van onze kennis der Rhizopodenfauna van België. Biol. Jaarb. : 283-289.
- van OYE, P., 1956. — La distribution géographique des Rhizopodes. Nouvelles conceptions de la Biogéographie. Bull. Soc. Bot. N. France, 9 : 53-62.
- van OYE, P., 1958. — Étude sur les Rhizopodes des marais du Sud-Ouest d'Uvira (Congo-Belge) Hydrobiologia, 10 : 85-137.
- van OYE, P., 1959. — Faune rhizopodique du plateau de Kundlungu (Congo-Belge) avec considérations concernant la répartition géographique des Rhizopodes. Hydrobiologia, 13 : 239-286.
- VARGA, L., 1932. — Beiträge zur Kenntnis der Bodenprotozoen des österreichischen Schneeberges. Zbl. Bakt. Ab. 2, 86 : 254-259.
- VARGA, L., 1959. — Untersuchungen über die Mikrofauna der Waldstreu einiger Waldtypen im Bükkgebirge (Ungarn). Acta Zool. Acad. Sc. Hung., 4 : 443-478.
- VOLZ, P., 1929. — Studien zur Biologie der bodenbewohnenden Thekamöben. Arch. Prot., 68 : 349-408.
- VOLZ, P., 1934. — Untersuchungen über Mikroschichtung der Fauna von Waldböden. Zool. Jb. Syst., 66 : 153-210.
- VOLZ, P., 1950. — Quantitative Untersuchungen über die Mikrofauna von Waldböden. Verh. dtsch. Zool. Marburg 1, 5 : 229-233.
- VOLZ, P., 1951. — Untersuchungen über die Mikrofauna des Waldbodens. Zool. Jb. Syst., 79 : 514-566.
- VOLZ, P., 1962. — Beiträge zu einer pedozoologischen Standortlehre. Pedobiologia, 1 : 242-290.
- VALKANOV, D., 1962. — *Euglyphella delicatula* n. g. n. sp. (*Rhizopoda-Testacea*) und ihre Kopulation. C.R. Ac. Bulg. Sc. 15 : 101-123

